



UNIVERSIDADE DO VALE DO TAQUARI - UNIVATES
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM AMBIENTE E DESENVOLVIMENTO

Camila Angélica Schmidt

**INFLUÊNCIA DA PAISAGEM NA OVIPOSIÇÃO DE
BORBOLETAS DA TRIBO HELICONIINI (LEPIDOPTERA:
NYMPHALIDAE)**

Lajeado, novembro de 2017

Camila Angélica Schmidt

**INFLUÊNCIA DA PAISAGEM NA OVIPOSIÇÃO DE
BORBOLETAS DA TRIBO HELICONIINI (LEPIDOPTERA:
NYMPHALIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ambiente e Desenvolvimento da Universidade do Vale do Taquari - Univates como requisito parcial para a obtenção de título de Mestre em Ambiente e Desenvolvimento.

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Périgo

Lajeado, novembro de 2017

AGRADECIMENTOS

Este trabalho não é só meu, para que tudo isso acontecesse houve a reunião de forças de pessoas muito queridas, às quais serei eternamente grata.

Em primeiro lugar agradeço ao meu orientador, Dr. Eduardo Périco pela paciência e pela coragem de me orientar. Agradeço por todos os ensinamentos ao longo desses cinco anos de orientação, pelos puxões de orelha que me fizeram crescer como pessoa e enquanto pesquisadora. Muito obrigada! Estendo estas mesmas palavras aos colegas do Laboratório de Evolução e Ecologia, aos que ainda estão e aos que já terminaram seus estudos, pois cada um, de sua forma, fez parte do meu trabalho. Alguns foram à campo comigo, muito obrigada! Outros ajudaram a carregar vasos de plantas no fim de semana, alguns ajudaram no experimento das plantas, outros contribuíram com ideias e conteúdo, muito obrigada! Mas acima de tudo, obrigada pela amizade e paciência.

Um agradecimento gigantesco à Dra. Elisete Maria de Freitas por ter cedido material e espaço para a obtenção das mudas de *Passiflora misera*, além de ter me ensinado tudo sobre propagação e estaquia. Muito obrigada, sem essa enorme ajuda este trabalho não seria possível. Agradeço imensamente aos bolsistas do Laboratório de Micropropagação de Plantas por, juntamente com a Professora, terem me ensinado sobre essa técnica, terem me ajudado a fazer o manejo das plantas e terem cuidado delas para mim quando eu não pude.

Agradeço imensamente aos proprietários das áreas de terra onde o experimento foi conduzido, por toda sua disponibilidade, carinho e atenção com a qual nos trataram ao longo dos meses de aplicação deste trabalho.

Agradeço ao Dr. Lucas Kaminski por ter me ajudado a identificar a espécie de mariposa encontrada neste trabalho, muito obrigada!

Agradeço à Dra. Samantha Seixas por ter revisado meu trabalho e ter feito contribuições maravilhosas para a melhoria deste, muito obrigada!

Agradeço à minha família e amigos por terem tornado meus dias de estresse mais leves, ajudarem a passar pelos momentos de crise onde parecia que a dissertação nunca iria terminar, por terem me chamado para uma cerveja mesmo sabendo que a resposta seria: baaah tenho que terminar esse troço! Muito obrigada!

Agradeço também à Univates pela oportunidade e à Capes pela bolsa taxa.

INFLUÊNCIA DA PAISAGEM NA OVIPOSIÇÃO DE BORBOLETAS DA TRIBO HELICONIINI (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE)

RESUMO: As espécies da tribo Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) são especialistas na oviposição e forrageamento em espécies do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae). Apesar de serem bem conhecidas em termos taxonômicos, evolutivos e ecológicos, não se tem informações sobre a relação entre a paisagem em que a planta hospedeira está inserida e o comportamento de oviposição dessas espécies. O objetivo deste trabalho foi verificar a influência dos tipos de estruturas paisagísticas sobre as preferências de oviposição das espécies da tribo Heliconiini em áreas fechadas, áreas semiabertas e áreas abertas. Espécimes de *Passiflora misera* Kunth foram inseridos em cinco áreas fechadas, cinco áreas semiabertas e cinco áreas abertas, totalizando 15 pontos experimentais. As plantas foram inspecionadas à procura de ovos semanalmente de dezembro de 2016 a abril de 2017. Todos os ovos foram contabilizados, coletados e criados em laboratório. Os dados foram analisados através de uma ANOVA de dupla entrada. Verificou-se que a estrutura paisagística influencia de forma significativa o comportamento de oviposição dos heliconíneos. *Heliconius erato* (Fabricius, 1775) está fortemente relacionada a áreas fechadas, *Dryas iulia* (Cramer, 1779) oviposita mais frequentemente em áreas semiabertas, *Agraulis vanillae* Stichel, 1908 oviposita majoritariamente em áreas abertas e a mariposa *Scea auriflamma* (Geyer, 1827) oviposita de forma semelhante em áreas fechadas e semiabertas, mas não oviposita em áreas abertas. Possíveis explicações para o padrão de oviposição observado são a estrutura vegetal presente no ambiente que pode facilitar ou dificultar a localização da planta hospedeira. Nestas circunstâncias, *H. erato* é beneficiada por sua alta capacidade visual, mais aguçada se comparada a outros lepidópteros, podendo encontrar a planta com eficiência, e podendo utilizá-la com menor pressão de competição inter-específica. Por outro lado, diferentes estruturas paisagísticas conferem diferentes condições e recursos, que são limitantes para *H. erato*, *D. iulia* e *S. auriflamma*. Assim, conclui-se que a oviposição de espécies de Heliconiini está diretamente relacionada com a paisagem na qual a planta hospedeira está inserida.

Palavras-chave: Passifloraceae; Heliconiinae; Bioma Mata Atlântica.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Ocorrência das espécies de <i>Passiflora</i> no Rio Grande do Sul por região fitoecológica. Abreviaturas: (FOD) Floresta Ombrófila Densa, (FOM) Floresta Ombrófila Mista, (FED) Floresta Estacional Decidual, (FES) Floresta Estacional Semidecidual, (E) Estepe e (AFP) Áreas de Formações Pioneiras.	19
Tabela 2 - Espécie de Heliconiini e suas respectivas possibilidades alimentares. 1, Dell’Erba, Kaminski e Moreira (2005); 2, Biezanko (1949); 3, Brown e Mielke (1972); 4, G. L. Garcias, dados não publicados; 5, Romanowsky <i>et al.</i> (1985); 6, Périgo e Araújo (1991); 7, Périgo (1995); 8, Rodrigues e Moreira (2002); 9, Antunes <i>et al.</i> (2002); 10, Bianchi e Moreira (2005).....	23
Tabela 3 - Abundância e percentual de ovos de <i>Heliconius erato</i> , <i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dryas iulia</i> e <i>Scea auriflamma</i> em áreas abertas, semiabertas e fechadas. “N” representa o número de ovos e total (sp) representa o total de ovos por espécies.....	39
Tabela 4 – Percentual de ovos coletados por mês, para cada espécie (<i>Heliconius erato</i> , <i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dryas iulia</i> e <i>Scea auriflamma</i>) em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechada (A3).....	45

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Obtenção das mudas de <i>Passiflora misera</i> através de estaquia.....	29
Figura 2 - Fase final de aclimação das mudas de <i>Passiflora misera</i> fora da casa de vegetação.....	28
Figura 3 – Mapa do Rio Grande do Sul destacando a localização das propriedades agrícolas onde o experimento foi realizado nos municípios de Arroio do Meio, Farroupilha e Caxias do Sul.....	31
Figura 4 – Áreas abertas, situadas no município de Arroio do Meio onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a posição das mudas de <i>Passiflora misera</i>	32
Figura 5 – Áreas semiabertas, situadas nos municípios de Farroupilha e Caxias do Sul onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a localização das mudas de <i>P. misera</i>	32
Figura 6 – Áreas fechadas, situadas nos municípios de Farroupilha e Caxias do Sul onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a localização das mudas de <i>P. misera</i>	33
Figura 7 - Disposição das mudas de <i>Passiflora misera</i> nas áreas abertas.....	34
Figura 8 - Disposição das mudas de <i>Passiflora misera</i> nas áreas semiabertas.....	34
Figura 9 - Disposição das mudas de <i>Passiflora misera</i> nas áreas fechadas.....	35

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1- Percentual de ovos de <i>Heliconius erato</i> , <i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dryas iulia</i> e <i>Scea auriflamma</i> observados em áreas abertas.....	39
Gráfico 2 - Percentual de ovos de <i>Heliconius erato</i> , <i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dryas iulia</i> e <i>Scea auriflamma</i> observados em áreas semiabertas.....	40
Gráfico 3 - Percentual de ovos de <i>Heliconius erato</i> , <i>Agraulis vanillae</i> , <i>Dryas iulia</i> e <i>Scea auriflamma</i> observados em áreas fechadas.....	40
Gráfico 4 - Número de ovos de <i>Heliconius erato phylis</i> por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).....	43
Gráfico 5 - Número de ovos de <i>Agraulis vanillae maculosa</i> por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).....	43
Gráfico 6 - Número de ovos de <i>Dryas iulia alceonea</i> por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).....	44
Gráfico 7 - Número de ovos de <i>Scea auriflamma</i> por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).....	44
Gráfico 8 – Média e erro padrão da ocorrência de <i>Heliconius erato</i> (He), <i>Dryas iulia</i> (Di), <i>Agraulis vanillae</i> (Av) e <i>Scea auriflamma</i> (Sc) em cada tipo de área, onde A1 representa áreas abertas, A2 representa áreas semiabertas e A3 representa áreas fechadas.....	46

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	12
2.1 A influência da paisagem.....	12
2.2 A Tribo Heliconiini.....	17
2.3 As espécies de Passifloraceae do Rio Grande do Sul.....	20
2.4 Interação entre as espécies de Heliconiini e Passifloraceae.....	22
2.5 Interação entre <i>Scea auriflamma</i> (Lepidoptera: Diptinae) e a família Passifloraceae.....	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1 Caracterização da pesquisa segundo os procedimentos técnicos.....	28
3.2 Obtenção e multiplicação das plantas hospedeiras.....	28
3.3 Área de estudo.....	30
3.4 Atividades de campo.....	36
3.5 Análise dos dados.....	37
4 RESULTADOS.....	38
5 DISCUSSÃO.....	47
6 CONCLUSÕES.....	53
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	54

INFLUÊNCIA DA PAISAGEM NA OVIPOSIÇÃO DE BORBOLETAS DA TRIBO HELICONIINI (LEPIDOPTERA: NYMPHALIDAE)

1 INTRODUÇÃO

O Bioma Mata Atlântica é conhecido por abrigar uma grande biodiversidade, até 400 espécies em um hectare, e pode superar os níveis de riqueza de biomas como o Amazônico. Contudo, tem sua delimitação geográfica exatamente nas regiões de maior concentração populacional do Brasil. O avanço urbano e agrícola é responsável pela destruição deste bioma, restando apenas 12% dos remanescentes preservados (RIBEIRO et al., 2009). Este percentual está geralmente relacionado a unidades de conservação ou áreas de difícil acesso, como encostas e topos de morro, em forma de fragmentos isolados.

A expansão agropecuária e urbana vem modificando de forma intensa a paisagem. Além da perda progressiva de habitat, os ecossistemas contínuos são transformados em ambientes fragmentados. A perda de área e mudança no arranjo espacial da paisagem fragmentada pode resultar em processos ecológicos diversos e inesperados, constituindo uma das maiores causas de extinção de espécies e populações locais. Através da diminuição da área de vida e aumento do efeito de borda, pequenas populações são isoladas no interior dos fragmentos, o que as torna mais sensíveis a variações demográficas e variações ambientais (FAHRIG, 2003).

A ecologia de paisagem vem se dedicando a entender os efeitos da fragmentação de ambientes, chegando, contudo, a conclusões generalizadas como “a importância da escala” e “a importância do formato do fragmento”. Esta ciência é jovem e por isso ainda não conta com uma fundamentação teórica sólida. O número de trabalhos experimentais neste campo ainda é restrito, fato este relacionado à ampla escala espacial e temporal, dificuldade em encontrar réplicas da mesma paisagem e ainda pela dificuldade em estabelecer uma causalidade única quando levando em conta uma paisagem com inúmeras interações (METZGER, 2012). Uma tentativa de isolar estas variáveis está nos experimentos laboratoriais, que tem como objetivo testar hipóteses.

Esta alternativa é vista por Metzger (2012) como um “falsificacionismo”, pois exclui fatores externos importantes como predação, fogo, doenças e vulnerabilidades em geral, que em laboratório não são considerados.

Apesar das dificuldades metodológicas é na escala espacial que se necessita de respostas para problemas ambientais (METZGER, 2012). Estudos de cunho experimental, com um objetivo bem delimitado, podem responder várias questões sobre a causalidade entre padrões espaciais e processos ecológicos (WEINS et al., 1993).

Visto que as espécies da ordem Lepidoptera são excelentes indicadores de qualidade ambiental, elas podem ser utilizadas em estudos de ecologia de paisagem para prever as relações entre a distribuição de suas populações, comunidades e os elementos que compõem a paisagem, pois são dependentes de recursos específicos do meio, como néctar, pólen e frutos, quando adultas; e plantas hospedeiras na sua fase larval (HANSKI; THOMAS, 1994; PETIT et al., 2001). Além disso, respondem rapidamente às mudanças ambientais.

Há, no entanto, diferenças significativas no uso do habitat entre indivíduos adultos e indivíduos imaturos. A sobrevivência de um adulto está relacionada à obtenção de néctar e pólen como fontes de alimento, assim como a garantia de um dormitório seguro, para sanar suas necessidades básicas de sobrevivência. A progressiva perda de habitat vem pressionando esses e outros organismos a se adaptarem e utilizarem ambientes com influências antrópicas. Sabe-se que espécimes adultos da tribo Heliconiini suportam gradientes de antropização, tendo sido registrados em ambientes de vegetação bem preservada, áreas seminaturais, muitas vezes em áreas de transição, deslocando-se entre fragmentos florestais, e até em áreas urbanas, associados às flores ornamentais de jardins, demonstrando uma grande resiliência. Contudo, quando registradas em ambientes não naturais ou seminaturais, as espécies ocorrem em menor abundância que em áreas naturais (RUSZCZYC; ARAÚJO, 1992; BROWN JR; FREITAS, 2002; BONFANTTI et al., 2011).

O sucesso reprodutivo do adulto está diretamente relacionado a sua capacidade em localizar a planta hospedeira adequada para o crescimento de suas larvas. As larvas das espécies da tribo Heliconiini são especialistas no forrageamento em espécies do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae). Assim, as variáveis ambientais que determinam a presença ou ausência da planta hospedeira no ambiente afetam diretamente o sucesso reprodutivo do adulto. As evidentes limitações de mobilidade dos organismos em estágios imaturos sugerem dependência maior da estabilidade das condições ambientais

onde a planta hospedeira está inserida, quando comparados a indivíduos adultos, que apresentam maior mobilidade. Além disso, conhece-se em detalhes a taxonomia, evolução, biologia, e preferências alimentares das larvas no âmbito laboratorial e em áreas naturais bem preservadas (BENSON, 1978; BROWN JR, 1981; SMILEY, 1985; OLIVEIRA; MOREIRA, 1996; PENZ, 1999; DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005; KERPEL; SOPRANO; MOREIRA, 2006; THIELE; RODRIGUES; MOREIRA, 2016), no entanto, não se tem informações quanto às preferências e restrições ambientais para a oviposição dessas espécies. Se desconhece a influência da distribuição espacial da vegetação (vegetação arbórea bem preservada, áreas seminaturais, e áreas abertas) sobre a frequência de oviposição.

Desta forma, o objetivo deste trabalho foi verificar a influência dos tipos de estruturas paisagísticas sobre o comportamento de oviposição das espécies da tribo Heliconiini em relação ao ambiente em que a planta hospedeira está inserida: florestal, áreas semiabertas e áreas abertas. Teve como objetivos específicos verificar quais espécies de Heliconiini utilizam a planta hospedeira por ambiente testado e comparar a frequência de oviposição de cada espécie por ambiente.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 A influência da paisagem

A paisagem é composta por um complexo de unidades interativas como, formações vegetais, mananciais hídricos e os diversos usos da terra. A forma como esses ambientes estão espacialmente estruturados influencia diretamente a dinâmica das populações, alterando os riscos de extinção e as possibilidades de deslocamento dos organismos (ANDREN, 1994). Compõem este mosaico áreas agrícolas, áreas seminaturais, áreas construídas e fragmentos florestais.

Para ter capacidade de suportar comunidades animais estes fragmentos devem estar estruturados de acordo com as necessidades de cada espécie. Alguns dos fatores mais importantes são: tamanho e formato do fragmento, efeito de borda, recursos, condições, qualidade do habitat em relação ao estágio de regeneração da flora, conectividade dos fragmentos, permeabilidade e o tipo de matriz (METZGER, 1999).

As populações animais que habitam ambientes fragmentados, para a manutenção de suas necessidades diárias de alimentação, descanso e reprodução, têm necessidade de transitar pelo mosaico de diferentes estruturas paisagísticas que se apresentam no entorno dos fragmentos. Dentro dessa dinâmica, a distância entre um fragmento e outro pode ser determinante na sobrevivência das espécies de lepidópteros que se deslocam para obter seus recursos, pois fragmentos com alta conectividade aumentam suas chances de sobrevivência (METZGER, 2012).

A conectividade é a capacidade da paisagem de facilitar os fluxos biológicos levando em conta a distância entre fragmentos e a presença de corredores ecológicos que possam garantir o deslocamento seguro dos organismos quando esses fragmentos estiverem distantes entre si (METZGER, 2012). O estudo de lepidópteros em ambientes fragmentados deve levar em consideração esta variável pois Bückmann, Krauss e Steffan-Dewenter (2010), utilizando o Índice de Conectividade de Hanski (1994) demonstraram que a conectividade entre habitats aumenta significativamente a riqueza de espécies de borboletas, principalmente as especialistas. As chances de dispersão de

espécies e a consequente colonização de novos fragmentos diminui quanto maior a distância entre os fragmentos (TURCHIN, 1998), resultando em populações isoladas.

Bückmann, Krauss e Steffan-Dewenter (2010) verificaram que em fragmentos grandes, 38% das espécies especialistas de borboletas seriam perdidas se os ambientes compreendidos dentro de um raio de dois quilômetros fossem alterados. Para fragmentos pequenos, a taxa de perda de espécie subiria para 64% para borboletas especialistas e 37% para generalistas. Portanto, o risco de extinção de populações locais é mais elevado em fragmentos pequenos do que em fragmentos grandes. Isso se dá pois, com o aumento da área do fragmento, aumenta a diversidade de condições em microhabitats, sendo assim fragmentos grandes apresentam melhores e mais diversificadas condições, podendo sustentar comunidades ricas em espécies (CONNOR; McCOY, 1979).

Quando isolados, o tamanho dos fragmentos irá determinar como serão as dinâmicas populacionais. Nesses fragmentos isolados, distantes da área doadora, o tamanho da população tende a ser pequeno, e as chances de extinção local aumentam consideravelmente nestas circunstâncias. Populações grandes são registradas em fragmentos grandes e tem menos chances de sofrer extinção local (CONNOR et al., 2000). De acordo com a teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas, percebe-se que a densidade populacional aumenta constantemente com o aumento da área (MacARTHUR; WILSON, 1967).

Além de serem afetadas pelo isolamento e tamanho dos fragmentos florestais, as comunidades animais são diretamente afetadas pelas áreas de entorno, chamadas de matriz. Os diferentes usos do solo podem impactar com maior ou menor intensidade a comunidade que habita o fragmento. Diferentes tipos de matriz impactam as espécies no deslocamento entre os fragmentos em busca de alimento, presença ou ausência de plantas hospedeiras para realizar a oviposição ou no retorno para dormitórios (METZGER, 2006). A matriz é a área que separa os fragmentos e dificulta o deslocamento e dispersão de espécies, podendo ser uma área agrícola, pastagem, área urbana e estradas, ou seja, ambientes não naturais ou seminaturais. Matrizes compostas por áreas abertas com atividade agrícola expõem a fauna a riscos de desorientação, predação e desidratação (METZGER, 2006).

Comunidades em uma escala local ou regional podem ser afetadas pela estrutura paisagística (CHACOFF; AIZEN, 2005), intensidade do uso da paisagem (THOMAS et al., 2001; BUREL et al., 2004), distribuição dos recursos (HALLEY; DEMPSTER,

1998), ou competição e predação (KRUESS; TSCHARTKE, 1994). A intensidade relativa destes fatores ambientais vão determinar a composição das espécies de uma determinada comunidade e também as características de estrutura ecológica funcional da mesma (BUREL et al., 1998)

As espécies especialistas são mais impactadas pela fragmentação dos ambientes pois possuem especificidades quanto às plantas para alimentação, baixa capacidade de dispersão, restrições de distribuição geográfica, baixa densidade populacional ou populações com densidade muito variável (THOMAS, 2000). Exemplos são as espécies da tribo Heliconiini que ovipositam exclusivamente em espécies do gênero *Passiflora* e são sedentárias, sendo altamente fiéis aos locais de alimentação e de oviposição (COPP; DAVENPORT, 1978 b; GILBERT, 1975).

Para insetos herbívoros a habilidade de completar seu ciclo reprodutivo está diretamente condicionada a adaptação a sua planta hospedeira e as condições climáticas nas quais estão inseridos (HODKINSON *et al.*, 1998). Larvas e adultos absorvem radiação solar ao exporem-se diretamente ao sol (*basking*) ou indiretamente através da escolha de microclimas adequados (MAY, 1979). Muitas espécies adquiriram capacidades termoregulatórias através de processos evolutivos e tem capacidade de atingir e manter a temperatura corporal ideal que geralmente condiz com o *optimum* de uma ou mais atividades fisiológicas como taxa de alimentação (SHERMAN; WATT, 1973), eficiência de alimentação (PORTER, 1982), taxa de crescimento (KNAPP; CASEY, 1986), taxa de desenvolvimento (LACTIN; JOHNSON, 1996; BRYANT; THOMAS; BALE, 2000) e eficiência metabólica (KUKAL; HEINRICH; DUMAN, 1988).

Diferentes conformações paisagísticas geram diferentes condições climáticas, e distinguem em suas características físicas e biológicas, tais como a disponibilidade de recursos e as condições químicas e físicas que se apresentam no espaço devido a estrutura vegetal predominante. As condições ambientais são as variáveis abióticas que influenciam o funcionamento e viabilidade biológica de cada espécie. Medidas de condições químicas e físicas podem ser umidade, temperatura, pH e concentração de poluentes. Estruturas paisagísticas compostas por vegetação florestal, em oposição a ambientes campestres ou desprovidos de vegetação por ação antrópica, apresentam maior estabilidade em suas condições (CHACOFF; AIZEN, 2005)

A oviposição em plantas hospedeiras localizadas em regiões microclimáticas ideais é fundamental para a sobrevivência das larvas, uma vez que as condições

climáticas atuam diretamente sobre os indivíduos (SALIME, 2018). O aumento de temperatura pode induzir mudanças na duração do ciclo de vida (taxa de desenvolvimento), voltinismo, densidade populacional, tamanho do indivíduo, composição genética, intensidade da exploração da planta hospedeira e distribuição local e global relacionadas a atividades de colonização e emigração (BALE et al., 2002).

A tolerância a temperaturas fora do *optimum* são mais determinantes em sementes, ovos, embriões e larvas do que em adultos, por esta razão é possível registrar adultos em ambientes de transição ou até em condições extremas para sua espécie, mas não há registro de organismos em fase de desenvolvimento sob estas circunstâncias (ODUM, 2004). Além disso, quando expostos a condições fora do *optimum* de sua espécie, durante a fase de desenvolvimento, organismos ectotermos apresentam movimentos lentos, falha na fuga de predadores e lenta performance na busca por recursos (TOWNSEND; BEGON; HARPENER, 2010) tendo, portanto, menos chances de sobrevivência.

Além das condições químicas e físicas, para que fragmentos florestais sejam considerados habitáveis eles precisam proporcionar recursos condizentes às necessidades dos organismos. Os recursos ambientais são as fontes energéticas a partir das quais os organismos mantem seus processos metabólicos, dormitórios e parceiros reprodutivos. Estes recursos podem ser abundantes ou restritos, o que pode impactar nas dinâmicas populacionais. A competição intra ou inter-específica por recursos restritos é intensa (TOWNSEND; BEGON; HARPENER, 2010) e os níveis de competitividade aumentam quando existe dependência de recursos específicos, tais como larvas de lepidópteros especialistas em poucas espécies de plantas hospedeiras.

2.2 A Tribo Heliconiini

A ordem Lepidoptera é dividida em quatro sub-ordens e apresenta 15.578 gêneros e 157.424 espécies. Estudos filogenéticos reuniram as borboletas em apenas uma superfamília, a Papilionoidea, invalidando as superfamílias Hesperioidea e Hedyloidea. Papilionoidea agrupa 17.236 espécies descritas em nível mundial, distribuídas em sete famílias: Família Nymphalidae é a mais rica (559 gêneros e 6.152 espécies); família Lycaenidae (416 gêneros e 5.201 espécies); família Riodinidae (146 gêneros e 1.532 espécies); família Pieridae (91 gêneros e 1.164 espécies); família Hesperiiidae (570 gêneros e 4.113 espécies); família Papilionidae (32 gêneros e 570 espécies) e família Hedyliidae (1 gênero e 36 espécies) (van NIEUKERKEN et al. 2011).

No Brasil, já foram registradas cerca de 3.300 espécies de borboletas (BROWN JR, 1996) e apenas no Bioma Mata Atlântica tem-se o registro de cerca de 2.100 espécies (BROWN JR, 1992). No Rio Grande do Sul, a fauna de lepidópteros vem sendo bem estudada (BELLAYER et. al., 2012; DESSUY; MORAIS, 2007; ISERHARD; ROMANOWSKI, 2004; ISERHARD et. al., 2010; ISERHARD, 2011; MARCHIORI; ROMANOWSKI; MENDONÇA JR, 2014; PAZ; ROMANOWSKI; MORAIS, 2008, 2013 a, b; PEDROTTI, et. al. 2011; SANTOS et. al., 2011; SIEWERT et. al., 2014; TESTON; TOLEDO; CORSEUIL, 2006; TESTON; CORSEUIL, 2001, 2008 a, b, c) e conta com ao menos 832 espécies registradas, distribuídas em seis famílias e 23 subfamílias: Hesperiiidae com 357 (42,90%) espécies; Nymphalidae com 227 (27,28%) espécies; Lycaenidae com 94 (11,30%) espécies; Riodinidae com 80 (9,62%) espécies; Pieridae com 43 (5,51) espécies; e Papilionidae com 31 (3,73%) espécies (GIOVENARDI et al., 2013).

As espécies da tribo Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) tiveram seu surgimento entre 24.8–29.0 milhões de anos e vêm sendo estudadas há mais de 150 anos (KOZAK et al., 2015). Este grupo, inicialmente, recebeu muita atenção devido à descoberta do mimetismo entre espécies do mesmo gênero, de diferentes gêneros da subfamília Heliconiinae e até mesmo de outras subfamílias de Nymphalidae, como Ithomiinae e Danaiinae. Estes casos foram objeto do estudo que fundamentou a teoria do mimetismo de Bates (1862). Desde então, os anéis miméticos têm sido estudados e considerados uma característica evolutiva muito importante.

Extensos estudos taxonômicos foram motivados pelo grande número de subespécies, pelas variações morfológicas encontradas ao longo da distribuição geográfica das espécies e pelos anéis miméticos (BROWN, 1981; LEE et al., 1992;

PENZ, 1999). Também foram estudados outros aspectos evolutivos e de filogenia (LEE et al., 1992; BROWER; EGAN, 1997; MALLETT et al. 2007; KOZAK et al., 2015), assim como estudos ecológicos. O aspecto ecológico ao qual tem se dado mais ênfase é a preferência das larvas em relação à planta hospedeira (ANTUNES et al., 2002; BIANCHI; MOREIRA, 2005; BIEZANKO, 1949; BROWN JR.; MIELKE, 1972; DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005; PÉRICO; ARAÚJO, 1991; PÉRICO, 1995; RODRIGUES; MOREIRA, 2002; ROMANOWSKY et al., 1985).

As espécies da tribo Heliconiini são neotropicais e 12 espécies tem ocorrência no estado do Rio Grande do Sul: *Euptoieta claudia hortensia* (Blanchard, 1852), *Euptoieta hegesia meridiania* Stichel, 1938, *Philaethria wernickei* (Röber, 1906), *Agraulis vanillae maculosa* Stichel, 1908, *Dryas iulia alcionea* (Cramer, 1779), *Dione juno suffumata* Brown et Mielke, 1992, *Dryadula phaetusa* (Linnaeus, 1758), *Heliconius erato phyllis* (Fabricius, 1775), *Heiconius besckei* Ménétriés, 1857, *Heliconius ethilla narcea* Godart, 1819, *Eueides aliphera aliphera* (Godart, 1819) e *Eueides isabella dianasa* (Hübner, 1806) (CANALS, 2003).

A espécie *H. erato* tem distribuição neotropical e ao longo de sua distribuição geográfica apresenta grande variação de coloração (BROWN JR., 1981). No Rio Grande do Sul, ocorre a subespécie *H. erato phyllis*. Ao utilizar espécies de *Passiflora* como planta hospedeira, aproveita os compostos secundários produzidos pela planta tornando-a relativamente não palatável para os predadores como as aves (BROWER; BROWER, 1964).

Os adultos compartilham o dormitório e tem vínculo forte com o mesmo, utilizando o mesmo dormitório por longos períodos de tempo em conjunto com gerações mais jovens e mais antigas. Os adultos também se mantêm fiéis às fontes de alimentação como pólen e néctar, retornando com frequência aos mesmos locais. Da mesma forma, os adultos memorizam a localização das plantas hospedeiras e retornam a estes lugares com regularidade, dando preferência para oviposição na mesma planta onde forragearam em sua fase larval (EHRlich; GILBERT, 1973; GILBERT, 1975).

Estudos de campo de espécies de *Heliconius* demonstraram que as populações são geralmente pequenas, contidas a um lugar, compostas por espécimes longevos. Os indivíduos, continuamente, aprendem a localizar os recursos com os outros indivíduos da população por segui-los durante o dia (BROWN JR, 1981). Por utilizar pólen em sua alimentação, *H. erato* pode viver por até seis meses e tem atividade de reprodução intensa ao longo deste período (GILBERT, 1975).

Populações de espécies de *Heliconius* parecem ser reguladas largamente pela mortalidade de ovos e de larvas em estágio inicial de desenvolvimento, que podem ser causadas por múltiplas razões como deterioração ou exaustão da planta hospedeira, predação, parasitismo e tempestades. Também são afetadas pela disponibilidade dos recursos para indivíduos adultos como néctar, pólen, área e parceiro para reprodução (BROWN JR, 1981).

A espécie *A. vanillae* tem distribuição neotropical (EMSLEY, 1963). Apresenta quatro subespécies, sendo que a presente no Rio Grande do Sul é a *A. vanillae maculosa* que juntamente com *D. iulia* e outras espécies de Heliconiini, compõem o anel mimético laranja (BROWN, 1981). *Agraulis vanillae* é geralmente observada sobrevoando bordas das matas e clareiras, dificilmente é vista no interior da mata (BROWN, 1981). É uma borboleta de voo rápido, busca avidamente seus recursos e pode viver por até quatro semanas (COPP; DAVENPORT, 1978).

Copp e Davenport (1978 b) verificaram que *A. vanillae*, apesar de demonstrar alta capacidade de voo, rapidez e agilidade, apresenta comportamento sedentário. Em experimento de marcação e recaptura, os autores verificaram que a maioria dos espécimes habita o entorno da planta hospedeira na qual se desenvolveu na fase larval. No entanto, o mesmo estudo aponta para a capacidade de emigração em caso de privação de recursos, em situação de alta densidade populacional.

Dryas iulia apresenta dimorfismo sexual, em relação ao tamanho e coloração, sendo o macho maior de cores mais fortes que a fêmea (BROWN JR, 1981). Esta espécie também tem distribuição neotropical e tem 12 subespécies reconhecidas. Na América do Sul ocorre a subespécie *D. iulia alcionea* (EMSLEY, 1963) que no RS ocorre em bordas de mata, clareiras e, menos frequentemente, no interior da mata. Apesar da relativa fácil captura, em momentos de incidência solar intensa, ela é rápida, se fixa pouco tempo em cada lugar (PÉRICO, 1991) e pratica múltiplas cópulas durante seu tempo de vida (MUYSHONDT, 1973).

2.3 As espécies de Passifloraceae do Rio Grande do Sul

A família Passifloraceae (Malpighiales) tem ampla distribuição desde a região tropical até a zona temperada. Foram descritas, aproximadamente, 600 espécies distribuídas em 20 gêneros. Ocorrem quatro gêneros no Brasil: *Passiflora* L., *Dilkea* Mast., *Mitostemma* Mast. e *Ancistrothyrsus* Harms (CERVI, 2005). Somente o gênero *Passiflora* tem ocorrência natural no Rio Grande do Sul, contando com dois subgêneros: *Passiflora* L. e *Decabola* (DC) (CERVI, 2006; SILVA et al., 2014). No Rio Grande do Sul estão registradas 16 espécies: *Passiflora actinia* Hook., *Passiflora amethystina* J. C. Mikan, *Passiflora caerulea* L., *Passiflora capsularis* L., *Passiflora edulis* Sims, *Passiflora eichleriana* Mast., *Passiflora elegans* Mast., *Passiflora foetida* L. var. *nigelliflora* (Hook.) Mast., *Passiflora misera* Kunth, *Passiflora morifolia* Mast., *Passiflora organensis* Gardner, *Passiflora suberosa* L. ssp. *litoralis* (Kunth) Porter-Utley, *Passiflora tenuifila* Killip, *Passiflora urnifolia* Rusby, *Passiflora urubiciensis* Cervi e *Passiflora alata* Curtis (MONDIN; CERVI; MOREIRA, 2011).

Passiflora edulis e *P. alata* são as únicas espécies que vêm sendo exploradas comercialmente de forma significativa no Brasil (ULMER; MacDOUGAL, 2004). As outras espécies têm ampla distribuição geográfica e estão associadas às áreas florestais, nas regiões fitoecológicas da Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual, Campos e Áreas de Formações Pioneiras (TABELA 1) (MONDIN; CERVI; MOREIRA, 2011).

Tabela 1 - Ocorrência das espécies de *Passiflora* no Rio Grande do Sul por região fitoecológica. Abreviaturas: (FOD) Floresta Ombrófila Densa, (FOM) Floresta

Ombrófila Mista, (FED) Floresta Estacional Decidual, (FES) Floresta Estacional Semidecidual, (CAM) Campos e (AFP) Áreas de Formações Pioneiras.

Ocorrência por Região Fitoecológica						
Espécies de <i>Passiflora</i>	FOD	FOM	FED	FES	CAM	AFP
<i>Passiflora caerulea</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Passiflora capsularis</i>	X	X	X	X		X
<i>Passiflora suberosa</i>	X		X	X	X	X
<i>Passiflora misera</i>	X		X	X	X	X
<i>Passiflora edulis</i>	X		X	X	X	X
<i>Passiflora tenuifila</i>		X	X	X	X	X
<i>Passiflora amethystina</i>	X		X	X		X
<i>Passiflora foetida</i>		X	X	X	X	X
<i>Passiflora actinia</i>	X	X		X		
<i>Passiflora elegans</i>			X	X	X	
<i>Passiflora morifolia</i>			X	X	X	
<i>Passiflora eichleriana</i>	X			X		
<i>Passiflora urnifolia</i>		X	X			
<i>Passiflora organensis</i>	X					
<i>Passiflora urubiciensis</i>		X				

Fonte: MONDIN; CERVI; MOREIRA, 2011.

A espécie *P. misera* tem ampla distribuição no Estado, com registros de ocorrência na Depressão Central, na Encosta do Sudeste, na Encosta Inferior do Nordeste, Litoral e Serra do Sudeste. A espécie é encontrada nas regiões fitoecológicas da Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual, nos campos e em Áreas de Formações Pioneiras (TABELA 1). A planta ocorre nas bordas de floresta e áreas de regeneração vegetal em estágio inicial, sendo uma pioneira. Seu período de floração é da primavera ao outono e frutificação de novembro a maio (MODIM; CERVI; MOREIRA, 2011).

2.4 Interação entre as espécies de Heliconiini e Passifloraceae

A qualidade nutricional de um recurso alimentar é mais importante em uma dieta herbívora do que na carnívora ou omnívora. Uma única planta muitas vezes não conta com todos os componentes essenciais, portanto, a escolha do alimento é muito importante. Herbívoros tendem a selecionar plantas com a máxima concentração energética por ramo, contudo, a capacidade digestiva do herbívoro deve ser compatível com a planta consumida (KREBS; DAVES, 1993).

A classificação de insetos herbívoros entre generalistas e especialistas está correlacionada a uma série de fatores, dentre eles, o mais utilizado, é a dieta. Os insetos com hábitos alimentares generalistas são aqueles capazes de se alimentar de uma ampla gama de plantas, sendo chamados de espécies polífagas. Já os especialistas são aqueles que restringem sua dieta a apenas uma espécie (monófagas) ou a algumas espécies de um mesmo gênero (oligófagas) (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Há benefícios e prejuízos relacionados à uma dieta ou outra. O maior benefício das espécies generalistas é a possibilidade de se alimentar de plantas alternativas na falta de suas preferências. As espécies especialistas têm a desvantagem de não disporem de uma ampla distribuição de seu alimento, dada a relativa baixa disponibilidade e abundância de uma espécie em específico, assim estes organismos estão correlacionados a ambientes mais estáveis (BROWER; BROWER, 1964). No entanto, há vantagens em ser especialista, como contar com baixa competitividade por recursos, garantia de alta qualidade nutricional concentrada em uma fonte alimentar e capacidade de tolerar compostos secundários presentes nas plantas que podem ser neutralizados pela habilidade de desintoxicação ou armazenados para defesa própria contra predadores (BROWER; BROWER, 1964). Além disso, espécimes adultos generalistas são menos eficientes na alimentação do que especialistas. Um exemplo são os insetos nectarívoros especialistas, que ao utilizarem a flor de apenas uma espécie, aprendem a extrair o néctar daquela flor de forma eficaz, se alimentando em maior quantidade e em menor tempo, se mostrando mais eficientes que espécies generalistas que aplicam técnicas generalizadas para todas as flores que visitam (STANTON, 1984).

A capacidade de tolerar ou se desintoxicar dos compostos secundários das plantas hospedeiras é adquirida através de processos coevolutivos, onde a planta predada desenvolve compostos secundários e, em contrapartida, o predador que desenvolver formas de tolerar esses compostos secundários consegue se alimentar da planta. Levando a níveis de especificidade em que a planta se torna tóxica para todos

outros organismos e o predador se torna exclusivo dessa planta (GULLAN; CRANSTON, 2012).

Espécies oligófagas utilizam várias espécies de um gênero. A escolha do gênero está ligada à sua preferência alimentar e performance de desenvolvimento ao se alimentar dele. Preferência e especificidade de oviposição, assim como performance, podem ser interpretadas de diversas formas em trabalhos de interação entre inseto e planta. Neste trabalho segue-se a definição de Thompson (1986b) onde a preferência para oviposição respeita uma ordem hierárquica de espécies de plantas pela fêmea. Em situação experimental onde plantas de igual massa e de diferentes espécies são ofertadas, a preferência é medida pelo número de ovos colocados em cada uma destas plantas. A preferência não pode ser determinada em campo, através da contagem da proporção de ovos colocados em cada planta, pois estes ovos podem ser resultado da oviposição de mais de uma fêmea (STANTON, 1982; PÉRICO; ARAÚJO, 1991). Por outro lado, a especificidade pode ser definida como o número de espécies de plantas em que a fêmea oviposita, ou seja, verifica-se qual será a espécie (ou as espécies) escolhida quando ofertada diferentes espécies de planta como possibilidade de oviposição. Quanto menor o número de espécies de plantas escolhidas, maior a especificidade da borboleta (SINGER, 1982).

A performance é uma medida de capacidade de sobrevivência dos estágios imaturos (ovo, larva ou pupa), medidas através da taxa de crescimento, massa da pupa e a taxa de fecundidade e longevidade do indivíduo adulto. Apesar de ser diretamente dependente da planta hospedeira, a performance é afetada de forma multifatorial, sendo impactada pelas condições ambientais e presença de competidores e predadores (PRICE et al., 1980). Portanto, a performance pode não se apresentar de forma homogênea, mesmo entre larvas de mesmo instar de uma mesma população (SCRIBER, 1983).

As espécies da tribo Heliconiini são oligófagas e se especializaram na oviposição e forrageamento durante a fase larval em espécies de Passifloraceae através de processos coevolutivos. Este processo é evidenciado pelo fato de as espécies de gêneros mais antigos de Heliconiini se alimentarem de espécies de Passifloraceae de irradiações mais antigas, o mesmo ocorre entre as espécies dos gêneros de lepidópteros mais recentes em relação as espécies de *Passiflora* que se estabeleceram mais recentemente (BENSON; BROWN JR.; GIRLBERT, 1975).

Os processos coevolutivos estão evidenciados em algumas características fisiológicas e morfológicas das espécies de *Passiflora*. As espécies de *Passiflora*

desenvolveram compostos secundários (taninos, glicosídeos cianogênicos, flavonoides e alcaloides) como forma de defesa contra a predação de herbívoros, enquanto espécies da tribo Heliconiini desenvolveram capacidade de tolerância a estes mesmos compostos. Várias espécies possuem nectários extraflorais nos pecíolos, estípulas, brácteas e folhas que atraem diversos insetos, inclusive formigas que, ao serem atraídas para a planta, acabam predando também os ovos dos heliconíneos. Algumas espécies também desenvolveram estruturas morfológicas pontiagudas, em forma de gancho, em suas folhas capazes de ferir e afastar heliconíneos evitando a oviposição, assim como tricomas que dificultam a mastigação. Podem ser destacadas também as gavinhas (estruturas largamente utilizadas para oviposição) de algumas espécies de *Passiflora* que secam e caem dentro de um curto espaço de tempo, inviabilizando assim o desenvolvimento larval do heliconíneo. Não obstante, algumas espécies de *Passiflora* apresentam mímicos de ovos presentes em suas gavinhas ou em suas folhas, como é o caso de *P. misera*. Como *H. erato* evita ovipositar em plantas que já contenham ovos da mesma espécie, esta pode ser uma estratégia desenvolvida pela planta para inibir a oviposição (GILBERT, 1975).

Cada espécie de Heliconiini se especializou em uma ou mais espécies de *Passiflora*. Apesar de a maioria dos Heliconiini estarem aptos a se alimentarem de várias espécies de *Passiflora* (TABELA 2), observa-se que há interações bastante específicas, que beneficiam a larva, proporcionando seu crescimento em tempo adequado, sucesso na metamorfose e gerando adultos sem anomalias morfológicas (ELPINO-CAMPOS, 2012). Desta forma, é possível afirmar que a presença ou ausência da planta hospedeira determina a diversidade, abundância e distribuição das espécies da tribo Heliconiini.

Esta afirmação evidencia que a oviposição na planta hospedeira correta é fundamental, pois a capacidade da larva se desenvolver está diretamente relacionada às características biológicas da planta, como rigidez, tamanho, formato, textura, composição química, produção de micro e macro nutrientes e fenologia (BERNAYS; CHAPMAN, 1994). Em contrapartida, devem estar adequadas às características da larva, no que diz respeito ao seu desenvolvimento ontogênico, morfologia da mandíbula, capacidade de distribuição e mobilidade, principalmente em instares iniciais (BERNAYS, 1991, 1998, 2001; BERNAYS et al. 2000; ZALUCKI et al. 2002; JOHNSON; ZALUCKI, 2005, 2007).

Tabela 2 - Espécie de Heliconiini e suas respectivas possibilidades alimentares. 1, Dell’Erba, Kaminski e Moreira (2005); 2, Biezanko (1949); 3, Brown e Mielke (1972); 4, G. L. Garcias, dados não publicados; 5, Romanowsky *et al.* (1985); 6, Périco e Araújo (1991); 7, Périco (1995); 8, Rodrigues e Moreira (2002); 9, Antunes *et al.* (2002); 10, Bianchi e Moreira (2005).

Espécies de Heliconiini	Espécies de <i>Passiflora</i>
<i>Agraulis vanillae maculosa</i>	<i>Passiflora caerulea</i> ^{1,2,3,4,7} , <i>Passiflora alata</i> ⁷ , <i>Passiflora edulis</i> ^{7,4} , <i>Passiflora suberosa</i> ^{1,7} , <i>Passiflora capsularis</i> ^{7,4} , <i>Passiflora violacea</i> ⁴ (=amethystina), <i>Passiflora misera</i> ¹ , <i>Passiflora actinia</i> ¹
<i>Dione juno juno</i>	<i>Passiflora actinia</i> ¹ , <i>Passiflora caerulea</i> ^{2,3} , <i>Passiflora edulis</i> ^{1,4} , <i>Passiflora capsularis</i> ⁴ , <i>Passiflora tenuifila</i> ⁴ , <i>Passiflora misera</i> ⁴ , <i>Passiflora elegans</i> ¹⁰
<i>Dione moneta moneta</i>	<i>Passiflora warmingii</i> ^{1,4}
<i>Dryadula phaetusa</i>	<i>Passiflora misera</i> ¹
<i>Dryas iulia alcionea</i>	<i>Passiflora caerulea</i> ^{2,3,7} , <i>Passiflora edulis</i> ^{3,7} , <i>Passiflora suberosa</i> ^{1,6,7} , <i>Passiflora misera</i> ^{1,4,6,7} , <i>Passiflora capsularis</i> ^{4,6,7} , <i>Passiflora elegans</i> ⁶ , <i>Passiflora organensis</i> ¹
<i>Philaethria wernickei</i>	<i>Passiflora actinia</i> ¹ , <i>Passiflora caerulea</i> ³ , <i>Passiflora edulis</i> ¹ , <i>Passiflora elegans</i> ³ , <i>Passiflora suberosa</i> ³
<i>Eueides isabella dianasa</i>	<i>Passiflora edulis</i> ^{1,9}
<i>Eueides aliphera aliphera</i>	<i>Passiflora capsularis</i> ^{1,4} , <i>Passiflora caerulea</i> ^{2,3} , <i>Passiflora violacea</i> ⁴ (=amethystina), <i>Passiflora misera</i> ⁴
<i>Heliconius ethilla narcaea</i>	<i>Passiflora tenuifila</i> ^{1,7} , <i>Passiflora alata</i> ^{1,7} , <i>Passiflora edulis</i> ^{1,7} , <i>Passiflora actinia</i> ⁷ , <i>Passiflora caerulea</i> ⁷ , <i>Passiflora elegans</i> ⁷
<i>Heliconius besckei</i>	<i>Passiflora organensis</i> ¹
<i>Heliconius erato phyllis</i>	<i>Passiflora alata</i> ^{1,2,3,6} , <i>Passiflora caerulea</i> ^{1,3,5,6,8} , <i>Passiflora suberosa</i> ^{1,5,6,8} , <i>Passiflora elegans</i> ^{5,7,8} , <i>Passiflora capsularis</i> ^{1,7,8} , <i>Passiflora misera</i> ^{1,5,6,7} , <i>Passiflora actinia</i> ^{7,8} , <i>Passiflora edulis</i> ⁷ , <i>Passiflora organensis</i>

Fonte: Dell’Erba, Kaminski e Moreira (2005)

Características anatômicas de adultos de muitas espécies de borboleta garante a identificação precisa da planta hospedeira mais adequada para o desenvolvimento de

sua prole. Receptores químicos periféricos e receptores de olfato das antenas são capazes de reconhecer compostos secundários emitidos pela planta hospedeira. A maior quantidade e sensibilidade destes receptores garante a maior precisão na identificação. A percepção química dos compostos secundários liberados pela planta pode tanto estimular quanto inibir a oviposição. Contudo, há vários fatores que podem influenciar a escolha de uma planta hospedeira. As fêmeas podem fazer esta escolha devido à sua motivação, estação do ano ou localização geográfica. Fêmeas que ainda não tenham ovipositado e que estejam carregando uma grande quantidade de ovos podem optar por uma planta que não é de sua preferência (CHEW; ROBBINS, 1984).

A busca do recurso leva em conta o equilíbrio entre a quantidade e qualidade do alimento e o custo para obtenção do mesmo, que leva em conta o tempo de exposição a circunstâncias não favoráveis e a possibilidade de serem predados. O tempo gasto na busca da planta hospedeira é de crucial importância, uma vez que isto representa a diminuição do tempo potencial dedicado à reprodução (GULLAN; CRANSTON, 2012).

Estudos de campo e experimentos laboratoriais demonstraram a preferência de oviposição de *H. erato phyllis* por *P. misera* (BENSON; BROWN JR.; GIRLBERT, 1975; MENNA-BARRETO; ARAÚJO, 1985; PÉRICO; ARAÚJO, 1991; PÉRICO, 1995; ELPINO-CAMPOS, 2012). Em adição, há evidências de que as larvas que se alimentam de *P. misera* adquirem maior sucesso no desenvolvimento ontogênico e morfológico, quando comparadas às larvas da mesma espécie que, no experimento, se alimentaram de outras espécies de *Passiflora* (PÉRICO, 1995).

Em experimento de teste de plantas hospedeiras, Thiele, Rodrigues e Moreira (2016) verificaram que *H. erato* realiza uma sequência comportamental antes de realizar oviposição, que consiste em voos de inspeção, tamborilamento, contato abdominal e por fim oviposição. O processo de decisão para oviposição é mais rápido quando inspecionando as espécies preferenciais, *P. suberosa* e *P. misera*, mas em *P. caerulea* e *P. alata* os espécimes de *H. erato* gastam mais tempo inspecionando e fazendo tamborilamento nas plantas. Apesar de inspecionarem todas espécies testadas, a oviposição se deu majoritariamente nas plantas preferenciais.

A preferência por *P. misera* foi registrada para *D. phaetusa* e *D. iulia alciônea* (DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005; PÉRICO; ARAÚJO, 1991; PÉRICO, 1995). *Agraulis vanillae maculosa*, *D. juno juno* e *E. aliphera aliphera* também tem capacidade de digerir *P. misera*, portanto, na ausência de sua planta hospedeira preferencial podem utilizá-la (DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005). Thiele,

Rodrigues e Moreira (2016) também apontam para a grande plasticidade alimentar dos Heliconiini, verificando que na falta da espécie preferencial, os Heliconiini fazem uso de outras espécies. Benson (1978) verificou que há uma maior plasticidade na escolha da planta hospedeira no sul do Brasil quando comparado a regiões tropicais, sendo que em regiões tropicais, espécies do gênero *Heliconius* utilizam 1.25 espécies de plantas hospedeiras enquanto no sul do Brasil utilizam 2.5 espécies de *Passiflora*. Ramos (2003) aponta que a menor diversidade de espécies encontrada nas regiões subtropicais leva a maior abundância de indivíduos de uma espécie, e que a disponibilidade de recursos de uma espécie em abundância poderia levar à especialização no uso desses recursos. De forma inversa nas regiões tropicais, a alta taxa de diversidade de espécies resulta na ocorrência de mais espécies com menor abundância de indivíduos por espécie, levando a um uso mais generalizado dessas espécies.

Como várias espécies de Heliconiini utilizam a mesma espécie de *Passiflora*, as táticas de alimentação estão segregadas, sendo que folhas antigas são ocupadas por algumas espécies, enquanto os brotos e meristema apical são utilizados por outras.

Apesar de não haver consenso sobre a realização de partição de recurso ou competição por este, percebe-se a diferenciação do uso das plantas pelos heliconíneos. Experimentos laboratoriais apontam para a competição, onde *H. erato* e *D. iulia* foram condicionadas a compartilhar uma planta da espécie *P. suberosa*. *Heliconius erato* demonstrou comportamento altamente competitivo, utilizando-se de movimentos bruscos e combate físico (a larva foi registrada levantando a larva de *D. iulia* usando a mandíbula), forçando-a a utilizar as folhas mais antigas, próximas a porção basal da planta (MILLAN et al., 2013). Em outro registro de observações experimentais, *H. erato* matou e ingeriu partes do corpo de um espécime de *D. iulia* (BROWN JR, 1981). Ambas espécies sofrem ao compartilhar uma planta hospedeira, as taxas de mortalidade das larvas são maiores e a capacidade em completar sua metamorfose é menor. Foi verificado que, apesar de todas as larvas empuparem, muitas não eclodiram (MILLAN et al., 2013).

Cada espécie utiliza uma estratégia própria para oviposição, podendo ocorrer de forma individual ou gregária. As fêmeas de *H. erato* ovipositam de forma individual, um ovo por planta, nos brotos terminais ou gavinhas jovens (BENSON; BROWN JR.; GILBERT, 1975). A fêmea inspeciona cuidadosamente a planta hospedeira por ovos, em caso de presença de ovos da sua espécie ou outra, ela não realiza a oviposição. Além disso, no momento de escolha da planta hospedeira, plantas contendo formigas ou

teias de aranha são evitadas, e raramente contém ovos (BENSON; BROWN JR.; GILBERT, 1975).

A espécie *D. phaetusa* foi registrada ovipositando tanto em folhas jovens quanto em folhas mais antigas, mas a oviposição em folhas antigas é mais frequente. Além disso, esta espécie pode ovipositar na base das hastes. Este comportamento é visto como uma medida de prevenção à predação (BENSON; BROWN JR.; GILBERT, 1975). Os ovos são depositados individualmente, podendo haver mais ovos na mesma planta (BENSON, 1978). Em instares iniciais, as larvas constroem abrigos, tipo poleiros, para se protegerem do ataque de formigas (BENSON; BROWN JR.; GILBERT, 1975; BROWN JR, 1981 FREITAS; OLIVEIRA, 1996).

A espécie *D. iulia alcionea* evita ovipositar em folhas jovens, preferindo folhas antigas, ou até mesmo plantas adjacentes ou estruturas próximas à planta hospedeira, visando minimizar a visibilidade, e assim diminuir os riscos de predação por formigas, que costumeiramente buscam pela presa em folhas jovens (BENSON; BROWN JR.; GILBERT, 1975; BROWN JR, 1981).

A espécie *A. vanillae maculosa* tem hábitos generalistas de oviposição, utilizando várias espécies de *Passiflora*, como *P. misera*, *P. alata*, *P. suberosa*, *P. actinia*, *P. amethystina*, *P. caerulea*, *P. capsularis* e *P. edulis* (DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005), depositando ovos isolados em diversas partes da mesma planta. A disposição dos ovos na planta também ocorre de forma generalista, utilizando a face adaxial das folhas, brotos jovens, gavinhas verdes ou secas e até mesmo estruturas adjacentes a planta (BROWN JR, 1981).

2.5 Interação entre *Scea auriflamma* (Lepidoptera: Noctuoidea, Notodontidae, Dioptinae) e a família Passifloraceae

A família Notodontidae (Lepidoptera) é uma família de mariposas que conta com 3.200 espécies, destas, 1.300 tem ocorrência na região Neotropical (HOLLOWAY; BRADLEY; CARTER, 1987). As larvas das espécies da família Notodontidae são geralmente monófagas ou oligófagas (MILLER, 1992).

Compreendida na subfamília Dioptinae (com 32 gêneros e 456 espécies) está a tribo Josiini (Notodontidae) composta por mariposas de hábitos diurnos. A oviposição em espécies da família Passifloraceae e uso como planta hospedeira foi registrada para 31 espécies da tribo Josiini. O padrão de coloração forte das espécies de mariposa desta tribo demonstra o aposematismo desses organismos que absorvem e armazenam os compostos cianogênicos das plantas hospedeiras (*Passiflora*) nas quais se alimentam na fase larval (MILLER, 2009).

Scea auriflamma (Geyer, 1827) é uma mariposa pertencente a subfamília Dioptinae, tribo Josiini. Esta espécie é comum da mata atlântica (MILLER, 2009) e seus ovos já foram registrados em *P. capsularis*, *Passiflora jileki* Wawra, *P. alata*, *P. edulis* e *P. amethystyna* na Floresta Ombrófila (RAMOS, 2003). Adultos foram registrados em fragmentos de mata no estado de São Paulo (LEITÃO-LIMA, 2002), e na Floresta Estacional Decidual no Rio Grande do Sul (VIANA; COSTA, 2001).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização da pesquisa segundo os procedimentos técnicos

Esta é uma pesquisa quali-quantitativa, com caráter exploratório desenvolvida por meio experimental.

3.2 Obtenção e multiplicação das plantas hospedeiras

Para realização dos testes de oviposição em campo, foram obtidas mudas das plantas hospedeiras utilizando a técnica de estaquia. Plantas matrizes da espécie *P. misera* foram coletadas no município de Pantano Grande (30°13'43.60"S e 52°27'28,22"O) em julho de 2016.

Foram coletadas estacas herbáceas da porção mediana de ramos em estágio de crescimento vegetativo. As estacas foram preparadas mantendo-se três gemas vegetativas e preservando-se as folhas. Foi realizado um corte em bisel nas extremidades das estacas, visando evitar acúmulo de água e consequente apodrecimento das mesmas.

As estacas foram plantadas em bandejas plásticas de 40x30x10, perfuradas, contendo substrato composto por vermiculita, casca de arroz e substrato da marca Terra Nobre®, na proporção de 1:1:1 (FIGURA 1). Foram preparadas 13 bandejas, cada bandeja comportou 15 estacas, totalizando 195 estacas de *P. misera*.

Figura 1 - Obtenção das mudas de *Passiflora misera* através de estaquia.



Fonte: Registro da autora

Todas as bandejas foram datadas, identificadas e acondicionadas na casa de vegetação com nebulização do TECNOVATES, Parque Tecnológico da Univates, sob condições constantes de luz (respeitando o fotoperíodo), de temperatura (através do uso de sombrite que foram fechados em períodos de sol e abertos em períodos de nebulosidade) e umidade (através da irrigação por microaspersão que ocorreu a cada 20 minutos durante 10 segundos). Após o período de 45 dias, as estacas foram transplantadas para sacos individuais medindo 8x12 cm, com substrato contendo terra e vermiculita na proporção 4:1, afim de prepará-las para a fase de aclimação. Em seguida, as mudas foram transferidas para a casa de vegetação com irrigação automatizada, uma vez ao dia por 15 minutos. Após sete dias, 110 mudas foram transplantadas para vasos plásticos de cinco litros e mantidas na casa de vegetação por mais sete dias. Passado este período, os vasos foram retirados da casa de vegetação para a fase final de aclimação, em local sombreado, onde foram irrigados somente uma vez por semana, visando promover resistência para possível estresse hídrico em campo (FIGURA 2). Ao final deste processo foram selecionadas as mudas que alcançaram o

tamanho mínimo de 50 cm de comprimento de ramo, com folhas bem desenvolvidas e com coloração natural, e estas foram levadas para as propriedades.

Figura 2 - Fase final de aclimação das mudas de *Passiflora misera*.



Fonte: Registro da autora

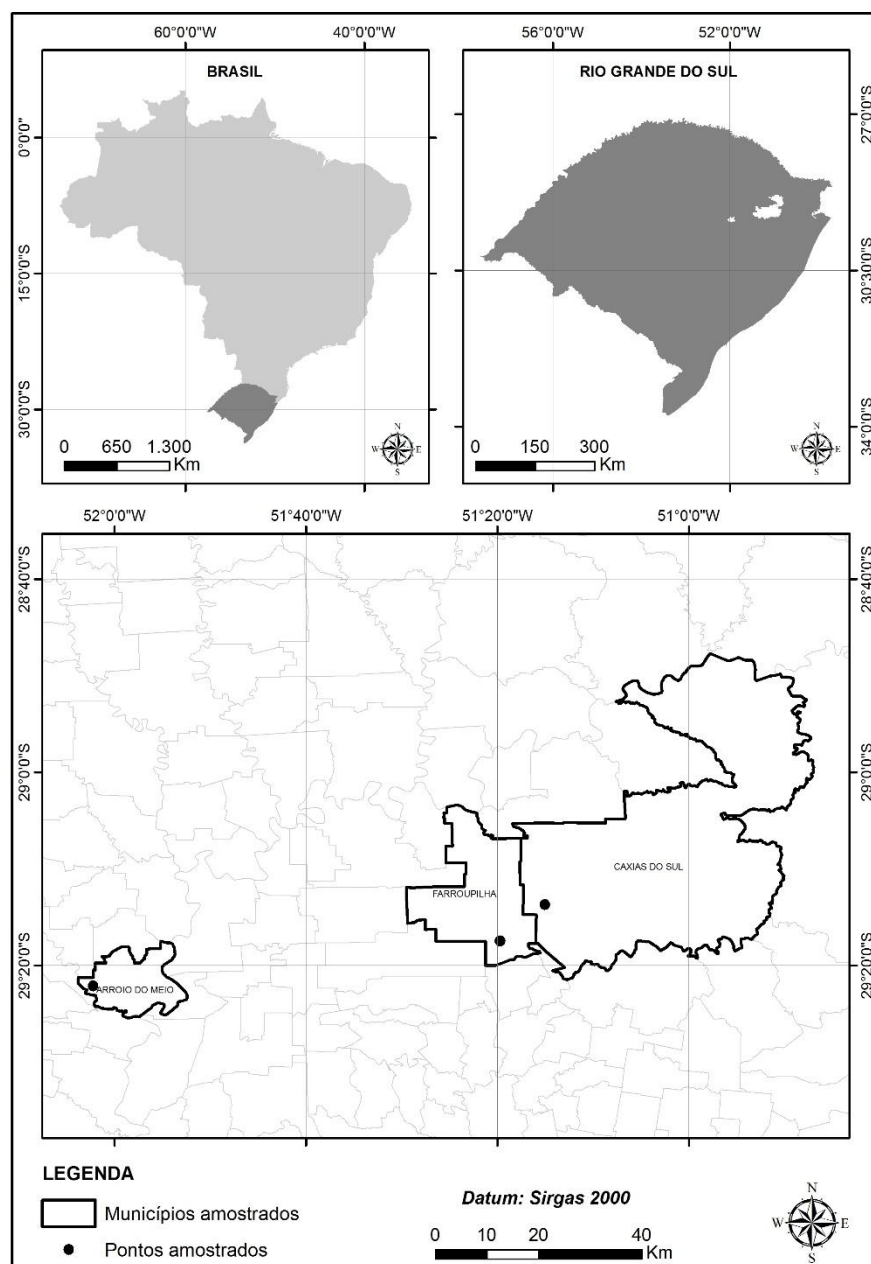
3.3 Área de estudo

Para a realização do presente estudo foram selecionadas três paisagens com diferentes usos de solo, e consequentemente, diferentes características espaciais: áreas abertas, áreas semiabertas e áreas fechadas. As áreas abertas estão localizadas em propriedades rurais do município de Arroio do Meio (29°22'07.17"S; 52°02'13.92"O) na região fitoecológica da floresta estacional decidual. As áreas semiabertas estão situadas em propriedades rurais de regime agroflorestal nos municípios de Farroupilha (29°17'26.29"S; 51°19'43.83"O) e Caxias do Sul (29°13'41.25"S; 51°15'2.59"O) na

região fitoecológica da floresta Ombrófila Mista. As áreas fechadas estão localizadas em áreas adjacentes às agroflorestas (FIGURA 3).

Os critérios de seleção de áreas foram a exclusão do uso de agrotóxicos e estarem localizadas em áreas rurais. Foram realizadas cinco réplicas para cada uma das estruturas paisagísticas. As áreas abertas eram caracterizadas por um plantio horizontal e com paisagem de entorno predominantemente agrícola e cobertura florestal escassa (FIGURA 4); as áreas semiabertas eram compostas por um plantio estratificado, contando com a presença de árvores de pequeno e grande porte que conferem maior sombreamento e umidade para a área de plantio, estas propriedades tem como paisagem de entorno áreas com predominância de cobertura florestal (FIGURA 5); e como áreas fechadas foram selecionadas áreas de mata nativa em estágio médio de regeneração com área mínima de um hectare (FIGURA 6).

Figura 3 – Mapa do Rio Grande do Sul destacando a localização das propriedades agrícolas onde o experimento foi realizado nos municípios de Arroio do Meio, Farroupilha e Caxias do Sul.



Fonte: Elaborado por Daniel Martins dos Santos.

Figura 4 – Áreas abertas, no município de Arroio do Meio onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a posição das mudas de *Passiflora misera*.



Fonte: Registro da autora.

Figura 5 – Áreas semiabertas, situadas nos municípios de Farroupilha e Caxias do Sul onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a localização das mudas de *Passiflora misera*.



Fonte: Registro da autora.

Figura 6 – Áreas fechadas, situadas nos municípios de Farroupilha e Caxias do Sul onde o experimento foi conduzido. A seta vermelha indica a localização das mudas de *Passiflora misera*.



Fonte: Registro da autora.

Para cada uma das estruturas paisagísticas foram selecionadas cinco áreas réplica, totalizando cinco áreas abertas, cinco áreas semiabertas e cinco áreas fechadas. Cada uma das cinco réplicas, por estrutura paisagística, recebeu um grupo de cinco mudas de *P. misera*, totalizando 25 mudas nas áreas abertas (cinco plantas em cada réplica), 25 mudas nas áreas semiabertas (cinco plantas em cada réplica) e 25 mudas nas áreas fechadas (cinco plantas em cada réplica), totalizando 75 plantas divididas em 15 réplicas. As mudas foram dispostas na borda das réplicas de cada uma das estruturas paisagísticas selecionadas (FIGURAS 7, 8 e 9), em local sombreado, de forma a garantir a sobrevivência da planta, uma vez que a mesma é uma trepadeira pioneira e habita a borda das matas. Devido à ausência de cobertura florestal nas áreas abertas, as plantas foram dispostas de baixo de arbustos ou árvores isoladas localizadas na borda das hortas. Optou-se pelo agrupamento das plantas visando aumentar a visibilidade da planta hospedeira já que em seu habitat natural, a *P. misera* atinge porte grande e tem cobertura ampla. As réplicas foram dispostas cerca de 500 metros uma das outras com vistas a diminuir a possibilidade de sobreposição do território de oviposição.

Figura 7 - Disposição das mudas de *Passiflora misera* nas áreas abertas.



Fonte: Criado por Samantha Seixas

Figura 8 - Disposição das mudas de *Passiflora misera* nas áreas semiabertas.



Fonte: Criado por Samantha Seixas

Figura 9 - Disposição das mudas de *P. misera* nas áreas fechadas.



Fonte: Criado por Samantha Seixas

3.4 Atividades de campo

Para analisar a frequência de oviposição por tipo de estrutura paisagística, cada planta foi inspecionada a procura de ovos uma vez por semana no período de 19 de dezembro de 2016 a 13 de abril de 2017, totalizando 17 oportunidades amostrais. A inspeção foi feita de forma conjunta nas cinco plantas de cada réplica, que compuseram uma única unidade amostral. A inspeção se deu nas faces abaxial e adaxial das passifloráceas, assim como na parte estrutural da planta, gavinha, vaso e estaca de sustentação.

A presença de ovos na planta hospedeira pode inibir uma nova oviposição, portanto, em cada oportunidade amostral, os ovos foram coletados. A coleta se deu utilizando um pincel umedecido. Os ovos foram acondicionados de forma individual em copos plásticos de 50ml, contendo no fundo um algodão umedecido com água e cobertos por uma tela de 0,5 milímetros fixada por uma borracha elástica e levados ao laboratório para completarem seu ciclo reprodutivo. Após o segundo instar os espécimes foram transferidos para copos de 400ml. Cada copo foi identificado com uma

etiqueta contendo informações sobre a coleta, como a estrutura paisagística, o número da réplica e data da coleta. A cada copo plástico foi dado um código de identificação e este, junto com seus dados correspondentes, foram registrados em uma planilha de dados.

O desenvolvimento larval foi acompanhado diariamente, de forma a garantir a presença de alimento e higiene do criatório. As larvas foram alimentadas com folhas jovens de *P. misera* coletadas diariamente. Para garantir o frescor do alimento, as folhas foram borrifadas com água duas vezes ao dia. Após eclodirem, os adultos foram soltos no ambiente de coleta do ovo, quando possível, ou na área do Jardim Botânico de Lajeado.

A identificação das espécies foi realizada utilizando os ovos e larvas de quarto instar, baseados na descrição da morfologia externa dos ovos de Dell’Erba, Kaminski e Moreira (2005) e de morfologia externa das larvas de Paim, Kaminski e Moreira (2004) para *D. iulia alcionea*; da Silva et al. (2002) para *A. vanillae maculosa*; e Kaminski et al. (2002) para *H. erato phylis*. Para a identificação de *S. auriflamma* foi utilizada a obra de Hering (1925) e o registro fotográfico anexo a obra de Orellana (2016).

3.5 Análise dos dados

Para verificar se ocorria diferença no número de ovos entre as áreas, entre as espécies que ovipositaram em *P. misera*, e se ocorria interação entre as áreas e as espécies, foi aplicada uma análise de variância (ANOVA) de dupla entrada para medidas repetidas. Os ovos coletados nas cinco plantas de cada uma das réplicas foram somados para a ANOVA.

4. RESULTADOS

Quatro espécies de lepidópteros utilizaram *P. misera* para oviposição, sendo três borboletas da família Nymphalidae, tribo Heliconiini: *H. erato phyllis*, *A. vanillae maculosa* e *D. iulia alceonea*; e uma mariposa da família Notodontidae, tribo Josiini: *S. auriflamma*. Nos três tipos de paisagem estudadas, foram coletados 2269 ovos no total. Destes, 810 foram coletados em áreas fechadas, 772 foram coletados em áreas semiabertas e 687 em áreas abertas. Com relação as espécies ovipositantes, 945 ovos coletados pertenciam a *H. erato*, 651 ovos a *A. vanillae*, 595 ovos a *D. iulia* e 78 ovos a *S. auriflamma*.

Foram coletados 639 ovos de *H. erato* em área fechada, representando 28,16% da abundância dos ovos coletados no experimento, 232 (10,18%) ovos em áreas semiabertas e 75 ovos em áreas abertas, representando 3,31% da abundância de ovos (TABELA 3). Para *A. vanillae* foram coletados 450 ovos em áreas abertas, representando 19,83% da abundância de ovos coletados no experimento, 136 (5,99%) em áreas semiabertas e 65 (2,86%) ovos em áreas fechadas (TABELA 3). Para *D. iulia* foram coletados 367 (16,17%) ovos em áreas semiabertas, 162 ovos em áreas abertas, representando 7,14% da abundância total de ovos e 66 (2,91%) ovos em áreas fechadas (TABELA 3). Para *S. auriflamma* foram coletados 40 (1,76%) ovos em áreas fechadas e 38 ovos em áreas semiabertas, representando 1,67% da abundância total e não foi registrada em áreas abertas (TABELA 3).

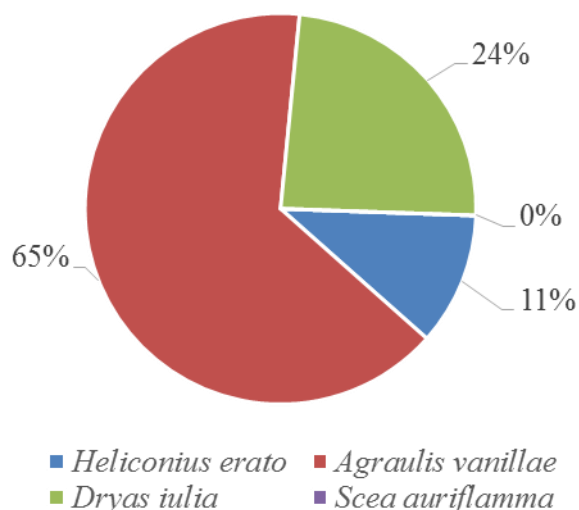
Tabela 3 - Abundância e percentual de ovos de *Heliconius erato*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia* e *Scea auriflamma* em áreas abertas, semiabertas e fechadas. N = número de ovos.

Espécies	Áreas abertas		Áreas semiabertas		Áreas fechadas		TOTAL
	N	%	N	%	N	%	
<i>Heliconius erato</i>	75	3,31	231	10,18	639	28,16	945
<i>Agraulis vanillae</i>	450	19,83	136	5,99	65	2,86	651
<i>Dryas iulia</i>	162	7,14	367	16,17	66	2,91	595
<i>Scea auriflamma</i>	0	0,00	38	1,67	40	1,76	78
TOTAL	687		772		810		2269

Fonte: Elaborado pelo autor.

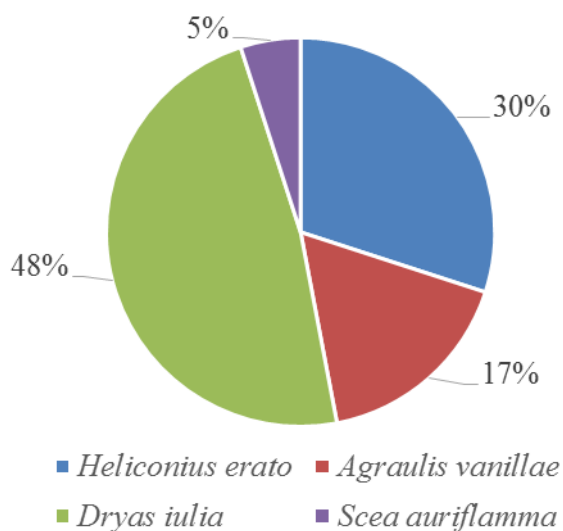
Dos 687 ovos coletados em áreas abertas, 65% foram de *A. vanillae*, 24% foram de *D. iulia* e 11% de *H. erato* (GRÁFICO 1). Dos 772 ovos coletados em áreas semiabertas, 48% foram de *D. iulia*, 30% foram de *H. erato*, 17% de *A. vanillae* e 5% de *S. auriflamma* (GRÁFICO 2). Em áreas fechadas dos 810 ovos coletados, 79% foram de *H. erato*, 8,10% de *D. iulia*, 8% de *A. vanillae* e 4,9% de *S. auriflamma* (GRÁFICO 3).

Gráfico 1- Percentual de ovos de *Heliconius erato*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia* e *Scea auriflamma* observados em áreas abertas.



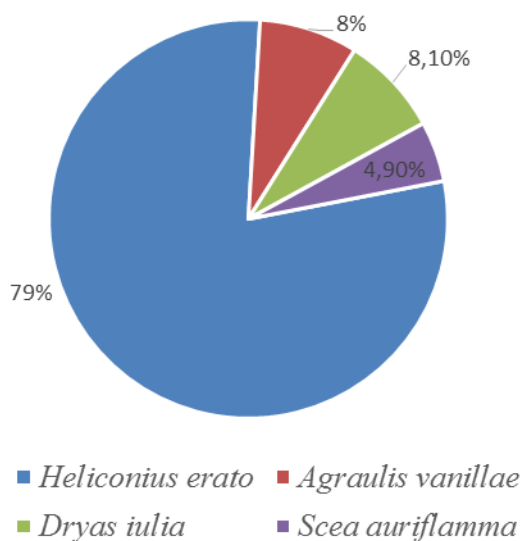
Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 2 - Percentual de ovos de *Heliconius erato*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia* e *Scea auriflamma* observados em áreas semiabertas.



Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 3 - Percentual de ovos de *Heliconius erato*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia* e *Scea auriflamma* observados em áreas fechadas.



Fonte: Elaborado pela autora.

Heliconius erato em dezembro teve maior abundância de ovos ovipositados em áreas fechadas (7,94%), seguida de áreas semiabertas com 0,85% das coletas. Neste mês esta espécie não foi registrada em áreas abertas. Em janeiro foi registrada maior abundância de ovos em áreas fechadas (18,2%), seguida de áreas semiabertas (5,29%) e teve menor abundância em áreas abertas (2,75%). Em fevereiro teve maior abundância de ovos em áreas fechadas (22,01%), seguido de áreas semiabertas (5,82%) e teve menor abundância em áreas abertas (2,65%). Em março teve maior abundância de ovos em áreas abertas (2,33%), seguido de áreas fechadas (1,59%) e teve menor abundância em áreas semiabertas (1,38%). Em abril teve maior abundância de ovos em áreas fechadas (1,59%), seguido de áreas semiabertas (1,38%) e teve menor abundância em áreas abertas (0,21%) (TABELA 4) (GRÁFICO 4).

Agraulis vanillae em dezembro teve maior ocorrência em áreas abertas (13,98%), seguida de áreas semiabertas (2,76%) e 1,54% em áreas fechadas. Em janeiro teve maior abundância de ovos ovipositados em áreas abertas, (26,73%), seguido de áreas semiabertas (9,68%) e teve menor abundância de ovos em áreas fechadas (5,84%). Em fevereiro teve maior abundância em áreas abertas (17,51%), seguida de áreas semiabertas (5,07%) e teve menor abundância em áreas fechadas (2%). Em março teve maior abundância em áreas abertas (9,68%), seguida de áreas semiabertas (3,23%) e teve menor abundância em áreas fechadas (0,61%). Em abril teve maior abundância em áreas abertas (1,23%), seguida de áreas semiabertas (0,15%) e não foi registrada em áreas fechadas (TABELA 4) (GRÁFICO 5).

Dryas iulia em dezembro teve maior abundância de ovos em áreas semiabertas (8,57%), seguida de áreas abertas (0,84%) e teve a menor abundância registrada em áreas fechadas (0,50%). Em janeiro teve maior abundância de ovos em áreas semiabertas (14,45%), seguida de áreas abertas (4,54%) e fechadas (4,03%). Em fevereiro teve maior abundância em áreas semiabertas (15,29%), seguida de áreas abertas (5,38%) e teve menor abundância em áreas fechadas (3,53%). Em março teve maior abundância em áreas semiabertas (20,67%), seguida de áreas abertas (14,12%) e teve menor abundância em áreas fechadas (2,86%). Em abril teve maior abundância em áreas semiabertas (2,69%), seguida de áreas abertas (2,35%) e teve menor abundância em áreas fechadas (0,17%) (TABELA 4) (GRÁFICO 6).

Scea auriflamma em dezembro teve sua maior abundância de ovos em áreas fechadas (11,54%), seguida de áreas semiabertas (3,85%). Esta espécie não foi registrada em áreas abertas em nenhuma oportunidade amostral. Em janeiro teve maior

ocorrência em áreas fechadas (21,79%) seguida por áreas semiabertas (11,54%). Em fevereiro teve maior abundância de ovos em áreas fechadas (17,95%) e teve menor abundância em áreas semiabertas (12,82%). Em março foi registrada somente em áreas semiabertas (19,23%). A espécie *S. auriflamma* não foi registrada em nenhuma das áreas no mês de abril (TABELA 4) (GRÁFICO 7).

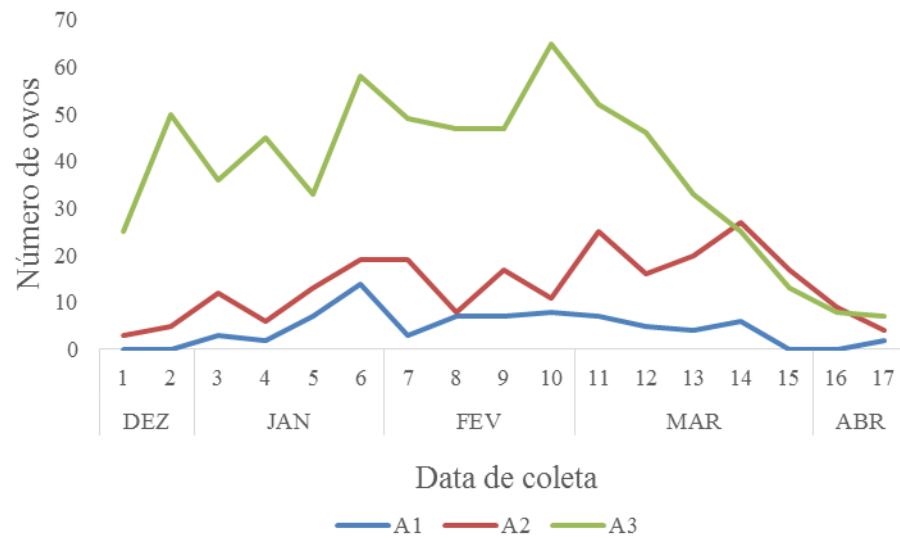
A abundância de ovos teve variação ao longo dos meses de coleta, sendo que as espécies *H. erato*, *A. vanillae* e *S. auriflamma* tiveram seu pico de atividades de oviposição nos meses de janeiro e fevereiro, enquanto *D. iulia* teve seu pico de atividade de oviposição em fevereiro e março.

Tabela 4 – Percentual de ovos coletados por mês, para cada espécie (*Heliconius erato*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia* e *Scea auriflamma*) em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechada (A3).

	<i>Heliconius erato</i>			<i>Agraulis vanillae</i>			<i>Dryas iulia</i>			<i>Scea auriflamma</i>		
	A1	A2	A3	A1	A2	A3	A1	A2	A3	A1	A2	A3
DEZ %	0,00	0,85	7,94	13,98	2,76	1,54	0,84	8,57	0,50	0,00	3,85	11,54
JAN %	2,75	5,29	18,20	26,73	9,68	5,84	4,54	14,45	4,03	0,00	11,54	21,79
FEV %	2,65	5,82	22,01	17,51	5,07	2,00	5,38	15,29	3,53	0,00	12,82	17,95
MAR %	2,33	1,38	1,59	9,68	3,23	0,61	14,12	20,67	2,86	0,00	19,23	0,00
ABR %	0,21	1,38	1,59	1,23	0,15	0,00	2,35	2,69	0,17	0,00	0,00	0,00

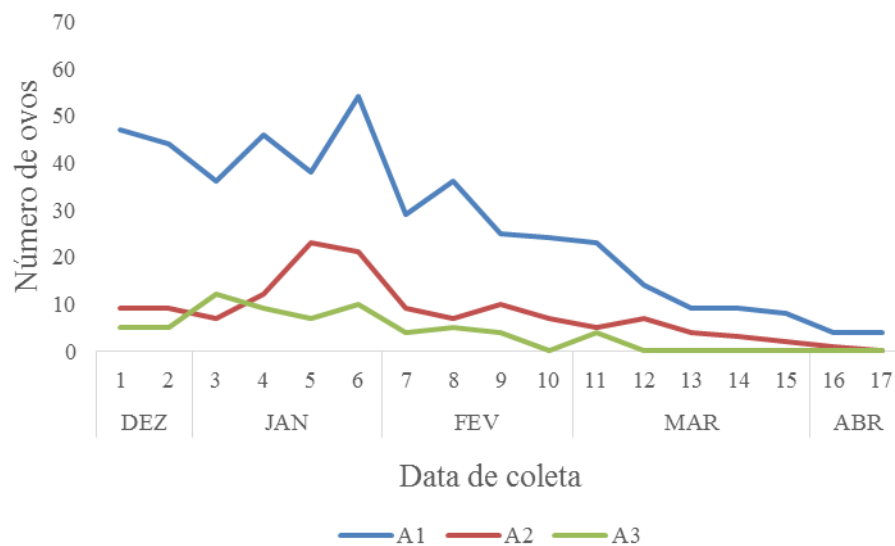
Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 4 - Número de ovos de *Heliconius erato* por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).



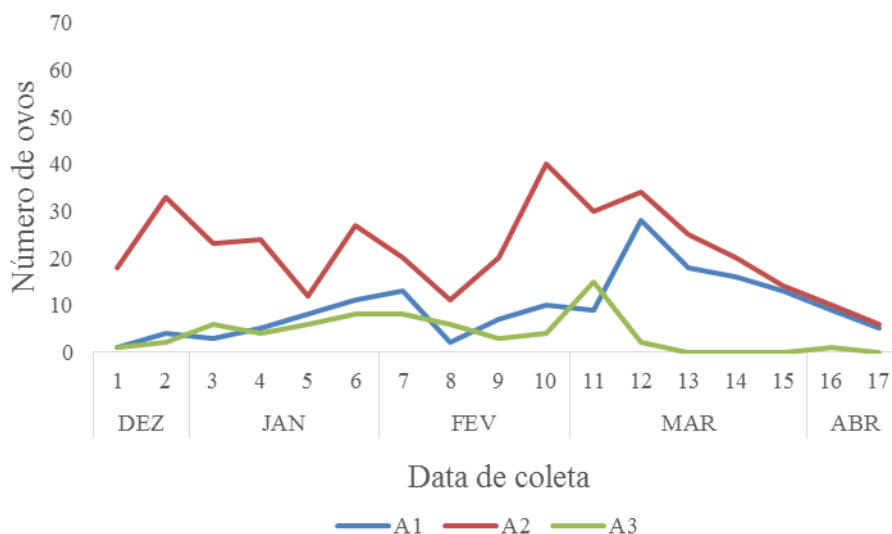
Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 5 - Número de ovos de *Agraulis vanillae* por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).



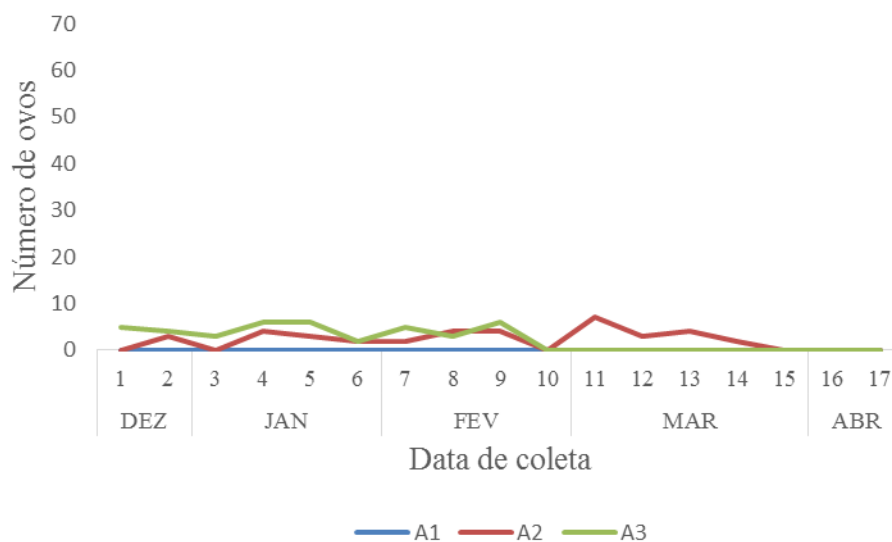
Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 6 - Número de ovos de *Dryas iulia* por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).



Fonte: Elaborado pela autora.

Gráfico 7 - Número de ovos de *Scea auriflamma* por data de coleta em áreas abertas (A1), áreas semiabertas (A2) e áreas fechadas (A3).



Fonte: Elaborado pela autora.

Apesar de ocorrer variação no número total de ovos encontrados nas três paisagens (áreas abertas: N=687; áreas semiabertas: N=772; e áreas fechadas: N=810), não houve diferença significativa entre a abundância de ovos por área ($F= 2,353$; $p= 0,1113$). Entre as quatro espécies que utilizaram *P. misera* para oviposição, foi

observada diferença significativa em relação ao número de ovos ($F=31,63$; $p<0,00001$). Também ocorreu diferença significativa na interação entre as espécies e as áreas utilizadas ($F=51,09$; $p<0,00001$), indicando que o tipo de paisagem (aberta, semiaberta ou fechada) influencia o comportamento de oviposição das quatro espécies de lepidópteros que utilizaram *P. misera*.

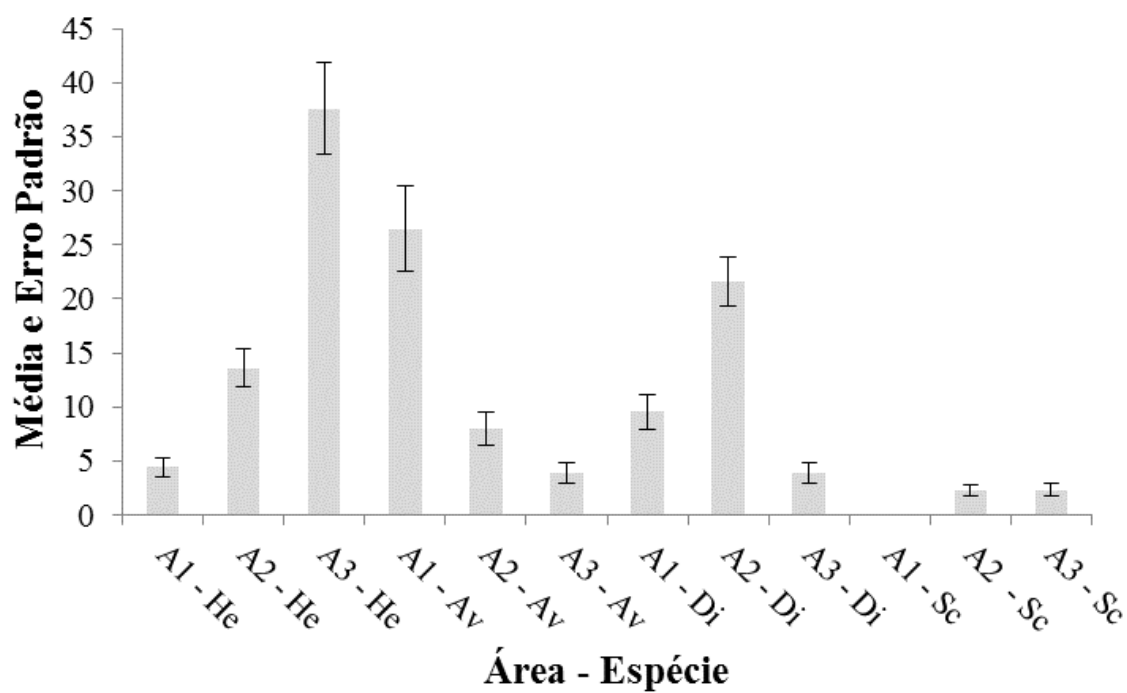
A oviposição de *H. erato* está fortemente relacionada às áreas fechadas ($\bar{x}=37,59$; $\pm 4,25$) e ocorrendo uma redução na frequência de oviposição em áreas semiabertas ($\bar{x}=13,59$; $\pm 1,75$) e áreas abertas ($\bar{x}=4,41 \pm 0,92$) (GRÁFICO 8).

A oviposição de *D. iulia* ocorre, em média, com maior frequência em áreas semiabertas ($\bar{x}=21,59$; $\pm 2,27$) e com menor frequência em áreas abertas ($\bar{x}=9,53$; $\pm 1,64$) e áreas fechadas ($\bar{x}=3,88$; $\pm 0,97$) (GRÁFICO 8).

A oviposição de *A. vanillae* está fortemente relacionada às áreas abertas ($\bar{x}=26,47$; $\pm 3,99$). Esta espécie ovipositou com menor frequência em áreas semiabertas ($\bar{x}=8,00$; $\pm 1,51$) e áreas fechadas ($\bar{x}=3,82$; $\pm 0,96$) (GRÁFICO 8).

Com relação ao único lepidóptero não pertencente à tribo Heliconiini, a mariposa de *S. auriflamma*, foi observada uma frequência de oviposição semelhante em áreas fechadas ($\bar{x}=2,35$; $\pm 0,61$) e áreas semiabertas ($\bar{x}=2,24$; $\pm 0,50$) (GRÁFICO 8).

Gráfico 8 – Média e erro padrão da ocorrência de ovos de *Heliconius erato* (He), *Dryas iulia* (Di), *Agraulis vanillae* (Av) e *Scea auriflamma* (Sc) em cada tipo de área. A1 = áreas abertas, A2 = áreas semiabertas e A3 = áreas fechadas.



Fonte: elaborado pela autora.

5 DISCUSSÃO

As espécies da tribo Heliconiini são oligófagas e utilizam espécies de *Passiflora* em seu desenvolvimento larval (GILBERT, 1975). Apesar de muitas espécies da tribo Heliconiini, que tem ocorrência no Rio Grande do Sul, terem capacidade biológica de se desenvolver em *P. misera* em sua fase larval (*D. juno juno*, *D. phaetusa*, *D. iulia alcionea*, *E. aliphera aliphera*, *H. erato phyllis*, *A. vanillae maculosa*) esta não necessariamente é sua planta preferencial para oviposição (DELL'ERBA; KAMINSKI; MOREIRA, 2005; BIEZANKO, 1949; BROWN JR; MIELKE, 1972; ROMANOWSKY et al., 1986; PÉRICO; ARAÚJO, 1991; PÉRICO, 1995; RODRIGUES; MOREIRA, 2002; ANTUNES et al., 2002; BIANCHI; MOREIRA, 2005). Neste estudo três espécies da tribo Heliconiini foram registradas utilizando *P. misera*: *H. erato*, *D. iulia* e *A. vanillae*. Também foi registrada a ocorrência de uma mariposa da família Diptinae, tribo Josiini (Lepidoptera: Notodontidae), *S. auriflamma*, que apesar de não ser o foco do trabalho, teve seus dados incluídos por competir por recursos com as espécies da tribo Heliconiini.

Em uma visão geral das atividades de oviposição verificou-se que *H. erato* está fortemente relacionada a áreas fechadas, *D. iulia* oviposita mais frequentemente em áreas semiabertas, *A. vanillae* oviposita majoritariamente em áreas abertas e a mariposa *S. auriflamma* oviposita de forma semelhante em áreas fechadas e semiabertas, mas não oviposita em áreas abertas.

A paisagem influencia o comportamento de oviposição dos lepidópteros em *P. misera* por: proporcionar diferentes microclimas; pela resposta visual das espécies de lepidóptero às diferentes formas nas quais a vegetação está distribuída no espaço; e por facilitar diferentes níveis de interações intra e inter-específicas de competição.

A oviposição pode estar ligada a vários fatores. Em regiões de clima tropical, por exemplo, as espécies de Heliconiini variam sazonalmente o uso de espécies de *Passiflora* para oviposição e forrageamento. Contudo, a escolha está relacionada não às vantagens ou desvantagens em se alimentar de uma espécie ou outra, mas em relação à busca de microclimas mais adequados para cada estação do ano (RAMOS, 2003).

O presente estudo foi realizado no verão, e as flutuações demonstradas na abundância de ovos por tipo de paisagem provavelmente seriam acentuadas com as mudanças sazonais onde, segundo Webb e Pullin (2000), *H. erato* buscaria ambientes mais ensolarados com a queda da temperatura. No entanto, como no Rio Grande do Sul o clima subtropical confere baixas temperaturas e menor incidência solar durante o outono e inverno, condições adversas levam os organismos em estágios imaturos a entrarem em diapausa, e nestas circunstâncias é plausível considerar a escolha de um ambiente fechado, que garanta mais segurança contra predadores e maior estabilidade de condições térmicas e de umidade, mas este dado deve ser testado.

Observa-se que a temperatura é uma das condições que mais afeta o desenvolvimento dos organismos, pois acelera seu metabolismo afetando a taxa de crescimento, afeta o tamanho final dos organismos e (SALAMI, 2018), por conseguinte, suas possibilidades de sobrevivência e sucesso reprodutivo. Além disso, estágios imaturos de espécies de lepidópteros são menos eficientes na fuga de predadores, menos ágeis na busca por recursos e propensos à desidratação (SCHWEIGER et al., 2005; BALE et al, 2002)

O padrão de oviposição demonstrado por *H. erato* (majoritariamente em áreas fechadas) pode estar ligado ao microclima proporcionado por essa estrutura paisagística: sombreado e com temperatura e umidade constantes. Ao fazer o levantamento da frequência de oviposição em áreas preservadas, Ramos (2003) verificou que *H. erato* ovipositou preferencialmente em *P. capsularis*. Os espécimes da planta hospedeira estavam naturalmente localizados em área de solo úmido, próximo a recursos hídricos, em área de mata secundária, sob condições de sombra. No estudo de Ramos nenhum ovo de *H. erato* foi encontrado em espécimes de *P. alata*, que estavam localizados em ambientes completamente ensolarados na maior parte do dia. Estes dados apontam que *H. erato* oviposita com maior frequência em ambientes fechados, pois *H. erato* pode completar seu desenvolvimento larval com sucesso em tanto em *P. capsularis* quanto em *P. alata* (PÉRICO, 1995), mas o ambiente em que *P. capsularis* estava localizada oferecia as melhores condições para a prole, assim como demonstrado neste estudo.

Agraulis vanillae, ao ovipositar preferencialmente em áreas abertas, demonstra que seus estágios imaturos têm capacidade fisiológica de tolerar altas temperaturas e baixa umidade. Pode-se verificar também que adultos e indivíduos imaturos tem capacidade de viver no mesmo habitat. Este dado aponta que os estágios imaturos desta espécie são mais resistentes que a maioria dos imaturos de outras espécies de

heliconíneos e que o *optimum* de temperatura dos imaturos é equivalente ao dos adultos, que habitam áreas abertas.

Webb e Pullin (2000) verificaram que as condições conferidas pela estrutura paisagística têm influência na oviposição de *Lycaena dispar* (Haworth, 1802) (Lepidoptera: Lycaenidae). Esta espécie oviposita com maior frequência em áreas com equilíbrio entre condições de sombra e incidência solar e os autores observaram que a espécie evita áreas à beira de recursos hídricos, devido aos riscos de enchente no inverno. Concluíram que a estrutura física que constitui o ambiente, a disposição e a composição vegetal irão determinar as condições de iluminação e umidade, que para *L. dispar* foram os fatores de escolha da planta hospedeira mais determinantes que o próprio habitat.

O microclima gerado pela conformação paisagística também afetou a frequência de oviposição de *S. auriflamma* nas diferentes áreas testadas. Esta espécie não foi registrada em áreas abertas, e ovipositou em abundância semelhante em áreas fechadas e semiabertas, sugerindo restrições às condições climáticas presentes em áreas abertas.

É essencial para o sucesso de vida do inseto que este esteja no habitat condizente com os recursos e condições necessárias para sua sobrevivência. Muitos insetos contam com a disponibilidade de recursos utilizados no desenvolvimento da geração parental. Contudo, ocasiões de sazonalidade, condições efêmeras, variações climáticas ou o desaparecimento dos recursos podem levar à necessidade de dispersão local ou mesmo de migração (GULLAN; CRANSTON, 2012). Áreas abertas apresentam condições instáveis (como variações entre temperaturas muito altas ou muito baixas, eventos climáticos extremos com temporais, ventos fortes, chuva forte, granizo), proporcionadas pela conformação paisagística, que devido à falta de cobertura florestal confere menor estabilidade térmica e de umidade. Heliconíneos adultos, que realizam oviposição em plantas hospedeiras em tais condições, expõem suas larvas a probabilidade de desaparecimento de recursos. Por outro lado, áreas fechadas conferem estabilidade de condições, amenizando os efeitos de sazonalidade e variações climáticas, garantido a possibilidade de desenvolvimento saudável da planta hospedeira, e consequente disponibilidade constante de alimento para as larvas.

A estrutura vegetal que constitui a paisagem afeta a capacidade de localização da planta hospedeira. Para as espécies da tribo Heliconiini, as diferenças de comportamento de oviposição em cada tipo de paisagem podem estar relacionadas com a capacidade visual de localização da planta hospedeira, o que é uma tarefa difícil para várias espécies de lepidópteros. Fêmeas sobrevoam a vegetação por muito mais tempo quando em busca da planta hospedeira do que quando em busca de fontes de néctar, o que sugere que as folhas das plantas são menos visíveis e menos distinguíveis em comparação com as flores (STANTON, 1984).

Quando a paisagem é composta por vegetação dispersa ou ausente como nas áreas abertas, a localização da planta hospedeira se torna mais fácil. Em experimentos com espécies de *Battus* Scopoli, 1777 (Lepidoptera: Papilionidae), Rausher (1981) verificou que ao remover a vegetação de entorno dos espécimes de *Aristolochia* L., sua planta hospedeira, estas se tornaram mais visíveis e a oviposição ocorreu em menor espaço de tempo. Da mesma forma, espécies de *Colias* Fabricius, 1807 (Lepidoptera: Pieridae) identificam mais facilmente, e ovipositam em maior abundância, em plantas hospedeiras com solo exposto em seu entorno do que em meio a vegetação densa (STANTON, 1984).

Kobayashi e Kitahara (2005) verificaram que a paisagem de entorno da área onde a planta hospedeira está inserida afeta a densidade larval de *Sasakia charonda* (Lepidoptera: Nymphalidae), pois as fêmeas ovipositam em maior abundância em plantas hospedeiras inseridas em áreas de fragmentos florestais grandes do que em fragmentos florestais pequenos, e com menor frequência em áreas abertas.

A eficiência na busca pela planta hospedeira preferencial é limitada pela capacidade de aprendizado e as restrições de percepção visual de cada espécie (STANTON, 1984). O sucesso de *H. erato* em encontrar a planta hospedeira em áreas fechadas, demonstrado neste estudo, pode estar ligado à sua capacidade visual aguçada, que está evidenciada pelo tamanho da sua cabeça e seus olhos compostos que, proporcionalmente em relação ao resto do corpo, são os maiores entre as borboletas da região neotropical (GILBERT, 1975). Além disso, elas têm um espectro de visão mais amplo que a maioria das borboletas, podendo assimilar cores de flores com recompensa de néctar, por exemplo (SWIHART, 1971).

A capacidade visual de espécies de *Heliconius* Kluk, 1780 está também evidenciada na sua habilidade de reconhecer o formato da folha das diferentes espécies de *Passiflora* que variam entre espécies e entre as folhas mais jovens e mais antigas de

um mesmo espécime. Esta variabilidade pode confundir fêmeas em busca da planta hospedeira, nestas circunstâncias, *H. erato* se beneficia de sua capacidade visual e de memorização da localização das plantas distribuídas na paisagem. Gilbert (1975) acredita que a grande variabilidade do padrão do formato das folhas dessas espécies tenha sido produto da coevolução entre as espécies de Heliconiini e Passifloraceae. Como resultado da coevolução as espécies de *Heliconius* também são capazes de identificar visualmente ovos, mímicos artificiais de ovos (em situações experimentais) e mímicos naturais de ovos presentes na planta hospedeira (WILLIAMS; GILBERT, 1981).

A alta capacidade visual confere vantagem a *H. erato*, pois esta demonstrou maior facilidade de localizar plantas hospedeiras em meio a vegetação densa do que as outras espécies, onde representou 79% da abundância de ovos nestas áreas. Apesar de realizar oviposição com maior frequência em áreas fechadas ovos de *H. erato* foram registrados em áreas semiabertas e abertas. Estas oviposições podem ter sido realizadas por fêmeas em condições adversas, com baixa disponibilidade de néctar, com uma alta carga de ovos, estarem muito tempo sem ovipositar ou não ter encontrado espécimes da planta hospedeira no fragmento florestal mais próximo à área aberta e por isso estar em processo de emigração deste fragmento florestal (CHEW; ROBBINS, 1984). O estado fisiológico dos insetos influencia a forma como eles se movimentam entre as estruturas paisagísticas e a permeabilidade das fronteiras entres habitats pode aumentar quando os insetos estão com fome. Assim, percebe-se que as condições fisiológicas dos insetos são tanto um produto da estrutura paisagística quanto um fator que influencia as respostas à fragmentação (HUNTER, 2002).

Diferentemente de *H. erato*, *A. vanillae* teve baixa ocorrência de ovos em áreas fechadas, este padrão de ocorrência pode estar relacionado à baixa capacidade de *A. vanillae* em identificar visualmente a planta hospedeira. *Agraulis vanillae* não apresenta capacidade visual para distinguir diferentes espécies de *Passiflora*. Sua capacidade visual é limitada à distinção entre plantas e estruturas que não são plantas. Esta espécie responde melhor a estímulos olfatórios do que a estímulos visuais (COPP; DAVENPORT, 1978 b). *Agraulis vanillae* identifica a planta hospedeira principalmente através do tamborilamento que ativa os sentidos olfatórios deste inseto, mas para isto realiza uma identificação visual prévia para então pousar nas folhas da planta. A capacidade de *scannear* a vegetação fica restringida quando há uma ampla gama de espécies vegetais, portanto é possível que *A. vanillae* tenha maiores vantagens e

facilidade de localizar, identificar e ovipositar na planta hospedeira preferencial em paisagens abertas.

A paisagem fechada dificulta a capacidade de localização de *P. misera* por *D. iulia*. Em áreas semiabertas a localização da planta hospedeira se deu de forma mais eficiente. Ao buscar recursos em paisagem fechada, *D. iulia* gasta mais tempo e energia do que ao fazê-lo em áreas abertas e semiabertas. Ao escolher ambientes semiabertos, ao invés de ambientes abertos, *D. iulia* demonstra restrições relacionadas provavelmente à exposição às condições de alta temperatura presentes nos ambientes abertos. Assim é possível perceber a relação de custo benefício entre o ambiente escolhido e o gasto energético para a colonização do mesmo (GULLAN; CRANSTON, 2012).

A paisagem também pode influenciar as taxas de competição e partição de recursos das espécies registradas. Apesar de haverem demonstrado um padrão de oviposição as espécies da tribo Heliconiini utilizaram todos os tipos de paisagem para depositar seus ovos. Percebeu-se que a fêmea busca a planta hospedeira nas outras paisagens em momentos de pico de oviposição visando evitar competição inter-específica em plantas com alta densidade de ovos. Onde *D. iulia*, da metade de fevereiro até a metade de março, além das áreas semiabertas, fez uso de áreas fechadas; *A. vanillae*, durante o mês de janeiro, estendeu seu território de oviposição para áreas semiabertas e fechadas; e *H. erato* no fim de março utilizou com menor intensidade as áreas fechadas, mas se manteve constante nas áreas semiabertas e abertas. Isto demonstra que o nicho ecológico de cada espécie suporta alguma plasticidade.

No presente estudo a partição de nicho proposta por Benson (1978) não ficou evidente em áreas fechadas. Nestas áreas o padrão de comportamento sugere competição pois na maioria das coletas a amostra foi composta exclusivamente por *H. erato* e, com menor frequência, as *H. erato* e *D. iulia* foram registradas utilizando a mesma planta. Da mesma forma em as áreas semiabertas a competição é percebida onde a presença de ovos de *D. iulia* teve abundância significativamente superior a *H. erato*. Sugere-se que ao ovipositar com menor frequência em áreas semiabertas, *H. erato* evita o desgaste causado pela competição pela planta hospedeira com *D. iulia*.

Da mesma forma, *A. vanillae* tem vantagem sob outros heliconíneos ao ovipositar majoritariamente em áreas abertas por não apresentar as restrições de condições ambientais percebidas nas outras espécies utilizadas neste estudo, usando com baixa pressão competitiva as áreas abertas.

Scea auriflamma utiliza estratégias de oviposição para evitar competição pela planta hospedeira. Ramos (2003) registrou a utilização de diferentes espécies de *Passiflora* ao longo do ano para evitar a competição com as espécies de Heliconiini. No pico reprodutivo de *H. erato* em *P. capsularis*, o autor registrou menor abundância de *S. auriflamma* utilizando esta planta hospedeira, e, concomitantemente, observou um aumento na abundância da mariposa em espécimes de *P. amethystina*. Neste estudo, *S. auriflamma* não utilizou áreas abertas e parece haver evitado a competição pela planta hospedeira com *H. erato* e *D. iulia* em áreas fechadas em março, pois neste período sua oviposição ficou restrita às áreas semiabertas. Este período coincide justamente com o momento de maior atividade de oviposição *D. iulia*, que fez um uso mais freqüente das áreas fechadas, em adição às áreas semiabertas.

6 CONCLUSÕES

A partir dos resultados encontrados, pode se concluir que o tipo de paisagem influencia significativamente frequência de oviposição das quatro espécies de lepidópteros que utilizaram *P. misera*. A oviposição de *H. erato* está fortemente relacionada a áreas fechadas, *D. iulia* oviposita com maior frequência em áreas semiabertas, *A. vanillae* oviposita majoritariamente em áreas abertas e *S. auriflamma* utiliza de forma semelhante áreas fechadas e semiabertas, mas não utiliza áreas abertas.

Verificou-se uma pequena variação na forma de uso das áreas ao longo dos meses de coleta. Indicando a possível influência da temperatura no uso das diferentes paisagens. Contudo, como o experimento foi aplicado no verão, esta afirmação deve ser testada em experimento similar com acompanhamento ao longo das quatro estações.

A paisagem atua de, pelo menos, duas formas sobre o comportamento de oviposição. A primeira pode estar relacionada à estrutura vegetal *per se*, pois, se a paisagem é composta por vegetação dispersa ou ausente, como nas áreas abertas, a localização da planta hospedeira se torna mais fácil. Já a vegetação densa e estratificada de paisagens fechadas dificulta a visualização da planta hospedeira, assim, espécies com visão aguçada como *H. erato* se beneficiam e utilizam estes espécimes com menor pressão da competição inter-específica. A segunda pode estar ligada ao fato de que a estrutura vegetal presente em um tipo de paisagem afeta as condições microclimáticas de temperatura e umidade, onde *H. erato*, *D. iulia* e *S. auriflamma* parecem ter restrições quanto a oviposição em condições de alta temperatura presentes nas áreas abertas. Estas espécies demonstram preferência por áreas que confirmam maior estabilidade térmica, como as semiabertas e fechadas, podendo, no entanto, utilizar paisagens não ideais, como as abertas, em casos de necessidades fisiológicas. Os estágios imaturos de *A. vanillae*, no entanto, se mostraram tolerantes às altas temperaturas, apontando que seu *optimum* de temperatura é equivalente ao *optimum* dos organismos adultos, que utilizam áreas abertas como seu habitat.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRÉN, Henri. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, v. 71, p. 355-366, 1994.
- ANTUNES, Fátima F.; MENEZES J. R., Alberto O.; TAVARES, Melissa; MOREIRA, Gilson RP. Morfologia externa dos estágios imaturos de heliconíneos neotropicais: I. Eueides isabella dianasa (Hübner, 1806). **Revista Brasileira de Entomologia**. v. 46, n. 4, p. 601-610, 2002.
- BATES, H. W. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. **Trans. Linn. Soc. Lond.** v. 23, p. 495–566, 1862.
- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin, R.; HARPER, John, L. Dispersão, dormência e metapopulação. ____ In: **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed, 4ª ed, p. 162-184, 2007.
- BELLAVER, Juliane; ISERHARD, Cristiano A.; dos SANTOS, Jessie P.; SILVA, Ana K.; TORRES, Márcio; SIEERT, Ricardo R.; MOSER, Alfred; ROMANOWSKI, Helena P. Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) de Matas Paludosas e Matas de Restinga da Planície Costeira da região Sul do Brasil. **Biota Neotropica**. v. 12, n. 4, p 1-10, 2012.
- BERNAYS, Elisabeth A. Evolution of insect morphology in relation to plants. **Phil Trans R Soc B**. v. 333, p. 257–264, 1991.
- BERNAYS, Elisabeth A. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. **BioScience**. v. 48, p. 35–44, 1998.
- BERNAYS, Elisabeth A. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. **Ann Rev Entomol**. v. 46, p. 703–727, 2001.
- BERNAYS, Elisabeth A.; CHAPMAN, Robert F. **Host-plant selection by phytophagous insects**. New York: Chapman & Hall, 1994.

- BERNAYS, Elisabeth A.; OPPENHEIM, Silvia, CHAPMAN, Robert F., KWON, Hudson, GOULD, Frederick. Taste sensitivity of insect herbivores to deterrents is greater in specialists than in generalists: a behavioral test of the hypothesis with two closely related caterpillars. **J Chem Ecol.** v. 26, p. 547–563, 2000.
- BENSON, Woodruff W.; BROWN JR., Keith S.; GILBERT, Lawrence E., Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. **Evolution**, v. 29, p. 659-680, 1976.
- BENSON, Woodruff W. Resource partitioning in passion vine butterflies. **Evolution**. v. 32, p. 493-518, 1978.
- BIANCHI, Vilson; MOREIRA, Gilson R. P. Preferência alimentar, efeito da planta hospedeira e da densidade larval na sobrevivência e desenvolvimento de *Dione juno juno* (Cramer) (Lepidoptera, Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 22, n. 1, p. 43-50, 2005.
- BIEZANKO, Ceslau M. Acraeidae, Heliconiidae e Nymphalidae de Pelotas e seus arredores (Contribuição ao conhecimento da fisiografia do Rio Grande do Sul). Pelotas, **Livraria Globo**, p. 16, 1949.
- BRYANT, Simon R.; THOMAS, Chris D.; BALE, John S. Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. **Oecologia**. v. 122, p. 1–10, 2000.
- BROWN JR., Keith S.; MIELKE, Otto H.H. The heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Part II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe. **Zoologica**, v. 57, p. 1-40, 1972.
- BROWN JR, Keith S. Diversity of Brazilian Lepidoptera: history of study, methods for measurement, and use as indicator for genetic, specific, and system richness: In____ BICUDO, C.E.M; MENEZES, N.A. (eds.). Biodiversity in Brazil: a first approach. São Paulo: CNPq/Instituto de Botanica, p. 121-154, 1996.
- BROWN JR., Keith S. The biology of *Heliconius* and related genera. **Annual Review of Entomology**, v. 26, p. 427- 456 1981.
- BROWN JR, Keith S.; FREITAS, André V.L. Butterfly communities of urban forest fragments in Campinas, São Paulo, Brazil: Structure, instability, environmental correlates, and conservation. **Journal of Insect Conservation**. v. 6, p. 217–231, 2002.
- BROWER, Louis P.; BROWER, Judi V.Z., Birds, butterflies and planta poisons: a study in ecological chemistry. **Zoologica**, v. 49, p. 137-159, 1964.

BROWER, Judi V. Z.; EGAN, Mark G. Cladistic analysis of *Heliconius* butterflies and relatives (Nymphalidae: Heliconiiti): a revised phylogenetic position for *Eueides* based on sequences from mtDNA and a nuclear gene. **Proc. R. Soc. B.** v. 264, p. 969–977, 1997.

BONFANTTI, Dayana; LEITE, Luis A. R.; CARLOS, Marina M.; CASAGRANDE, Mirna M.; MIELKE, Érica C.; MIELKE, Olaf H. H. Riqueza de borboletas em dois parques urbanos de Curitiba, Paraná, Brasil. **Biota Neotrop.** v. 11, n 2, p. 247-253, 2011.

BUCKMANN, Sabrina V.; KRAUSS, Jochen; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. **Journal of Applied Ecology.** v. 47, p. 799–809, 2010.

BALE, Jeffery S.; MASTERS, Gregory J.; HODKINSON, Ian D.; AWMACK, Caroline; BEZEMER, Martijn T.; BROWN, Valerie K.; BUTTERFIELD, Jennifer; BUSE, Alan ; COULSON, John C.; FARRAR, John; GOOD, John E. G.; HARRINGTON, Richard; HARTLEY, Susane; JONES, Hefin T.; LINDROTH, Richard L.; PRESS, Malcolm C.; SYMRNIODIS, Ilias; WATT, Allan D.; WHITTAKER, John B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology.** v. 8, p. 1-16, 2002.

BUREL, Fredderik; BAUDRY, Juth; BUTET, Andrew; CLERGEAU, Peter; DELETTRE, Young; Le COEUR, Deborah; DUBS, Fabian; MORVAN, Neil; PAILLAT, Gabriela; PETIT, Sandra; THENAIL, Carl; BRUNEL, Eedward; LEFEUVRE, Janeth C. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. **Acta Oecologica–International Journal of Ecologica.** v. 19, p. 47–60, 1998.

BUREL, Fredderik; BUTET, Andrew; DELETTRE, Yong R.; de la PENA, Nora M. Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. **Landscape and Urban Planning.** v. 67, p. 195–204, 2004.

CANALS, Gustavo R. **Mariposas de Misiones/Butterflies of Misiones.** Buenos Aires: L.O.L.A, 2003, 492 p.

CARVALHO-ZILSE, Gislene; PORTO, Edson L.; da SILVA, Carlos GN.; PINTO, Maria F. C. ATIVIDADES DE VÔO DE OPERÁRIAS DE *Melipona seminigra*

(Hymenoptera: Apidae) EM UM SISTEMA AGROFLORESTAL DA AMAZÔNIA.

Biosci. J. v. 23, n. 1, p. 94-99, 2007

CERVI, Armando C. Espécies de *Passiflora* L. (*Passifloraceae*) publicadas e descritas nos últimos 55 anos (1950-2005) na América do Sul e principais publicações brasileiras.

Estudos de Biologia. v. 27, p. 19-24, 2005.

CERVI, Armando C. O gênero *Passiflora* L. (*Passifloraceae*) no Brasil, espécies escritas após o ano de 1950. **Adumbrationes ad Summae Editionem.** v. 16, p. 1-5, 2006.

CHACOFF, Natacha P.; AIZEN, Marcelo. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering pre-montane subtropical forest. **Journal of Applied Ecology.** v. 43, p. 18- 27, 2006.

CHEW, Fred S.; ROBBINS, Rod K. Egg-laying in butterflies. In: _____ VANE-WRIGHT, Robert I.; ACRERY, Paul R. (eds.) **The biology of butterflies.** London: Academic Press, p. 65-78, 1984.

CONNOR, Edward F.; McCOY, Earl D. The statistics and biology of the species0area relationship. **The American Naturalist.** v. 113, n. 6, 791-833, 1979.

CONNOR, Edward F.; COURTNEY, Aron C.; YODER, James M. INDIVIDUALS—AREA RELATIONSHIPS: THE RELATIONSHIP BETWEEN ANIMAL POPULATION DENSITY AND AREA. **Ecology.** v. 81, n. 3, p. 734-748, 2000.

COPP, Newton H.; DAVENPORT, Demorest. *Agraulis* and *Passiflora* I. Control of Specificity. **Biological Bulletin.** vol. 155, n. 1, p. 98-112, 1978.

COPP, Newton H.; DAVENPORT, Demorest. *Agraulis* and *Passiflora* II. Behavior and sensory modalities. **Biological Bulletin.** vol. 155, n. 1, p. 113-124, 1978.

Da SILVA, Daniel S.; DELL'ERBA, Rafael; KAMISNKI, Lucas A.; MOREIRA, Gilson R.P. Morfologia externa dos estégios imaturos de heliconíneos neotropicais: V. *Agraulis vanillae maculosa* (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae). *Iheringia, Sér. Zool.*, v. 96, n. 2, p. 219-228, 2006.

DELL'ERBA, Rafael; KAMINSKI, Lucas A.; MOREIRA, Gilson R. P. O estágio de ovo dos Heliconiini (Lepidoptera, Nymphalidae) do Rio Grande do Sul, Brasil.

Iheringia, v. 95, n. 1, p. 29-46, 2005.

DESSUY, Mônica B.; MORAIS, Ana B.B. Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) de Matas Paludosas e Matas de Restinga da Planície Costeira da região Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 24, n. 1, p. 108-120, 2007

DETTKE, Gabriela A. Anatomia comparada da antera de espécies de Passiflora L. (Passifloraceae) do Rio Grande do Sul. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, p. 118, 2009.

EHRlich, Paul; GILBERT, Lawrence. Population structure and dynamics of the tropical butterfly *Heliconius ethilla*. **Biotropica**. v. 5, p. 69-82.

ELPINO-CAMPOS, Ábner. Feeding behavior of *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae) larvae on passion vines. **Acta ethol**. v. 15, p.107–118, 2012.

EMSLEY, Michel. A morphological study of imagine Heliconiinae (Lep.: Nymphalidae) with a consideration of the evolutionary relationships within the group. **Zoologica**, v. 48, p. 130-180, 1963.

FAHRIG, Louis. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 487-515, 2003.

FENNY, Paul; ROSENBERRY, Lucy; CARTER, Mark. Chemical aspects of oviposition behavior in butterflies_____ In: AHMAD, Sid (ed) Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms. New York: Academic Press, p. 27–76, 1983.

FREITAS, Alib V. L.; OLIVEIRA, Paul S. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a nonmyrmecophilous butterfly. **Journal of Animal Ecology**, v. 65, p. 205– 210, 1996.

GILBERT, Lawrence E. Butterfly-Plant Coevolution: Has *Passiflora adenopoda* Won the Selectional Race with Heliconiine Butterflies? **Science**, v. 117, p. 585-586, 1971.

GILBERT, Lawrence E. Ecological consequences of co-evolved mutualism between butterflies and plants_____ In: **Coevolution of animals and plants**. Austin, Texas University Press. p. 210-240, 1975.

GULLAN, Penny J.; CRANSTON, Peter S. **Os Insetos: um resumo de entomologia**. São Paulo: Editora Roca Ltda, 4^a ed, 479 p., 2012.

GIOVENARDI, Ricardo; DI MARE, Rocco A.; MIELKE, Olaf H.H.; CASAGRANDE, Mirna M.; CARNEIRO, Eduardo. Mariposas de Rio Grande do Sul (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). **Rev. Colomb. Entomol.** v. 39, n. 2, p. 267-275, 2013.

HANSKI, Ilkka. & THOMAS, Charles D. Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. **Biological Conservation**. v. 68, p. 167-180, 1994.

HERING E.M. Family Diopitidae. In_____SEITZ, Adalbert (Ed.). **The Macrolepidoptera of the World**. Stuttgart, A Kernen. v. p. 501-535, 1925.

HODGSON, Jenny A.; THOMAS, Chris D.; WINTLE, Bernard A.; MOILANEN, Arthur Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. **J. Appl. Ecol.** v. 46, p. 964–969, 2009.

HODGSON, Jenny A.; WILLIAM, Kunin E.; THOMAS, Chris D.; BENTON, Tim G.; GABRIEL, Doreen. Comparing organic farming and land sparing: optimizing yield and butterfly populations at a landscape scale. *Ecology Letters*. v. 13, p. 1358-1367, 2010.

HOLLOWAY, John D.; BBRADLEY, Jack D.; CARTER, Douglas J, Lepidoptera: CAB International, London: **International Institute of Entomology**, 1987.

HUNTER, Mark D. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. **Agricultural e forest entomology**. v. 4, n. 3, p. 159-166, 2002.

ISERHARD, Cristiano A., ROMANOWSKY, Helena P. Lista de espécies de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) da região do vale do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 649-662, set. 2004.

ISERHARD, Cristiano A.; QUADROS, Marina T.; ROMANOWSKI, Helena P.; MONDONÇA JR, Milton S. Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) ocorrentes em diferentes ambientes na Floresta Ombrófila Mista e nos Campos de Cima da Serra do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**. Porto Alegre, v. 10, n. 1, p. 308-320, mar. 2010.

JOHNSON, Martin L.; ZALICKI, Mark P. Foraging behaviour of *Helicoverpa armigera* first instar larvae on crop plants of different developmental stages. **J Appl Entomol.** v. 129, p. 239–245, 2005.

JOHNSON, Martin L.; ZALICKI, Mark P. Feeding and foraging behaviour of a generalist caterpillar: are third instars just bigger versions of firsts? **B Entomol Res.** v. 97, p. 81–88, 2007.

KAMINSKI, Lucas A.; TAVARES, Maurício; FERRO, Viviane; MOREIRA, Gilson R.P. Morfologia externa dos estágios imaturos de heliconíneos neotropicais. III. *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae). **Revta. bras. Zoo.** v. 19, n. 4, p. 977- 993, 2002.

KERPEL, Solange M.; SOPRANO, Eliséo; MOREIRA, Gilson R.P. Effect of Nitrogen on *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae) and Consequences for Larval Performance and Oviposition in *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). **Neotropical entomology.** v. 35, n. 2, p. 190-200, 2006.

KOBAYASHI, Takato; KITAHARA, Masahiko. Effect of vegetation types on oviposition preference of the giant purple emperor, *Sasakia charonda*. **J For Res.** v. 10, p. 167-172, 2005

KOZAK, Keith M.; WAHLBERG, Neil, NEILD, Amanda, DASMAHAPATRA, Kull K., MALLET, John; JEGGINS, Carl D. Multilocus species trees show the recent adaptive radiation of the mimetic *Heliconius* butterflies. **Syst. Biol.** v. 64, p. 505–524, 2015.

KREBS, John R.; DAVIES, Nicholas, B., **An introduction to Behavioural Ecology.** Oxford: Blackwell Science Ltd. 3^a ed, p. 420, 1993.

KRUESS, Aldo; TSCHARNTKE, Thomas. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. **Science.** v. 264, p. 1581–1584, 1994.

KNAPP, Raul ; CASEY, Tim M. Thermal ecology, behavior, and growth of gypsy moth and eastern tent caterpillars. **Ecology.** v. 67, p. 598–608, 1986.

KUKAL, Otto; HEINRICH, Beth; DUMAN, Jade G. Behavioural thermoregulation in the freeze-tolerant Arctic caterpillar, *Gynaephora groenlandica*. **Journal of Experimental Biology.** v. 138, p. 181–193, 1988.

- LACTIN, Drake J; JOHNSON, Dave L. Behavioural optimization of body temperature by nymphal grasshoppers (*Melanoplus sanguinipes*, Orthoptera: acrididae) in temperature gradients established using incandescent bulbs. **Journal of Thermal Biology**. v.21, p. 231–238, 1996.
- LEE, Catia S.; MCCOOL, Burt A.; MOORE, Jake L.; HILLIS, Delma M.; GILBERT, Leonard E. Phylogenetic study of Heliconiine butterflies based on morphology and restriction analysis of ribosomal-Rna genes. **Zool. J. Linn. Soc.** v.106, p. 17–31, 1992.
- LEITÃO-LIMA, Patrícia S. Levantamento da Entomofauna em Sítios Florestais em Recuperação e em um fragmento de floresta natural em Botucatu, SP. 2002 p. 111, Dissertação (Mestrado em agronomia), Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências Agrônômicas, São Paulo, 2002.
- MACARTHUR, Robert H.; WILSON, Edward O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton Univ. Press Ed, 1967.
- MALLET, Jude; BELTRAN, Monica, NEUKIRCHEN, Wolf; LINARES, Martin. Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum. **BMC Evol. Biol.** v. 7, p. 28, 2007.
- MARCHIORI, Maria O.; ROMANOWSKY; Helena P.; MENDONÇA JR, Milton S. Mariposas en dos ambientes forestales contrastantes en el sur de Brasil (Lepidoptera: Hesperioidea & Papilionoidea). **SHILAP Revta. lepid.** Madrid, v. 42, n. 166, p. 221-236, jun. 2014.
- MAY, Martha L. Insect thermoregulation. **Annual Review of Entomology**. v. 24, p. 313–349, 1979.
- McNEELY, Jordan A.; MILLER, Kate R. REID, Walter V.; MITTERMEIER, Ralph A. WERNER, Tom B. **Conserving the world's biological diversity**. The world Bank, World Resources Institute, IUCN, Conservation International e WWF, p. 193, 1990.
- MENNA-BARRETO, Yoná. & ARAÚJO, Aldo M. Evidence for host plant preferences in *Heliconius erato phyllis* from southern Brazil (Nymphalidae). **J. Res. Lepid.** v. 24, p. 41-46, 1985.
- METZGER, Jean, P. Estrutura da paisagem e Fragmentação: Análise Bibliográfica. **An. Acad. Bras. Ci.** v. 71, p. 445-462, 1999.

METZGER, Jean, P. Como lidar com regras pouco óbvias para conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas. **Natureza & Conservação**, v. 4, n. 2, p. 11-23, 2006.

METZGER, Jean, P. Estrutura da paisagem: o uso adequado das métricas ____ In: CULLEN JR, Laury; RUDRAN, Rudy; VALLADARES-PADUA, Claudio (org). **Métodos de Estudo em Biologia da Conservação e Manejo da Vida Silvestre**. Curitiba: Editora UFPR, 2ªed, p. 423-454, 2012

MILLAN, Carolina; BORGES, Simone S.; RODRIGUES, Daniela; MOREIRA, Gilson R.P. Behavioral and life-history evidence for interspecific competition in the larvae of two heliconian butterflies. **Naturwissenschaften**. v. 100, p. 901–911, 2013.

MILLER, James S. Generic revision of the Dioprinae (Lepidoptera: Noctuoidea: Notodontidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 321, p. 1-1022, 2009.

MONDIN, Carla A.; CERVI, André C.; MOREIRA, Gilson R.P. Sinopse das espécies de Passiflora L. (Passifloraceae) do Rio Grande do Sul, Brasil. **Brazilian Journal of Biosciences**. v. 9, p. 3-27, 2011.

MUYSHONDT, Albert. Some observations on *Dryas iulia* (Heliconidae). J. Lepid. Soc. v. 27, n. 4, p. 302-313.

ODUM, Eugene P. **Fundamentos em Ecologia**. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 7ª ed., p. 927, 2004.

ODUM, Eugene P. **Ecología**. Cidade do México: Interamericana Cidade do México, 3ª ed., p. 639, 1972.

OLIVEIRA, Elna M.; MOREIRA, Gilson R.P. Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera:Nymphalidae). **Rvta bras zool**. v. 13, n. 4, p. 929-937, 1996.

ORELLANA, Andrés M. Josiini moths (Lepidoptera: Notodontidae: Dioprinae), na overlooked “passiflorivorous” guild of Notodontidae moths from the American Tropics. **Passiflora online Journal**. n. 9, p. 24-30, 2016.

PAZ, Ana L. G.; ROMANOWKI, Helena, P.; MORAIS, Ana, B.B. Nymphalidae, Papilionidae e Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea) da Serra do Sudeste do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**. v. 8, n. 1, p. 141-149, jan. 2008.

PAZ, Ana L. G.; ROMANOWKI, Helena, P.; MORAIS, Ana, B.B. Borboletas frugívoras do centro oeste do Rio Grande do Sul, Brasil (Lepidoptera: Nymphalidae). **SHILAP Revta. Lepid.** Madrid. v.41, n.164, p. 1-14, 2013 a.

PAZ, Ana L. G.; ROMANOWKI, Helena, P.; MORAIS, Ana, B.B. Distribution of Satyrini (Lepidoptera, Nymphalidae) in Rio Grande do Sul, southern Brazil. **Ecol. Res.** DOI 10.1007/s11284-013-1035-z, jan. 2013 b.

PEDROTTI, Vanessa S.; BARROS, Marcelo P.; ROMANOWSKI, Helena P.;

PRICE, Peter W.; BOUTON, Carl E.; GROSS, Paul; McPHEON, Bruce A.; THOMPSON, John N.; WEISS, Arthur E. Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 11, p.41-65, 1980.

ISERHARD, Cristiano A., ROMANOWSKY, Helena P. Lista de espécies de borboletas (Lepidoptera, Papilionoidea e Hesperioidea) da região do vale do rio Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 649-662, set. 2004.

ISERHARD, Cristiano A.; QUADROS, Marina T.; ROMANOWSKI, Helena P.; MONDONÇA JR, Milton S. Borboletas (Lepidoptera: Papilionoidea e Hesperioidea) ocorrentes em diferentes ambientes na Floresta Ombrófila Mista e nos Campos de Cima da Serra do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**. Porto Alegre, v. 10, n. 1, p. 308-320, mar. 2010.

ISERHARD, Cristiano A. Borboletas frugívoras (Lepidoptera: Nymphalidae) ocorrentes em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista in Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica**. Porto Alegre, v. 11, n. 1, p. 385-390, 2011.

PÉRICO, Eduardo. Interação entre quatro espécies de Heliconiini (Lepidoptera: Nymphalidae) e suas plantas hospedeiras (Passifloraceae) em uma floresta secundária do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biociências**. v. 3, n. 2, p. 3-18, 1995.

- PÉRICO, Eduardo; ARAÚJO, Aldo M. Suitability of host plants (Passifloraceae) and their acceptableness by *Heliconius erato* and *Dryas iulia* (Lepidoptera: Nymphalidae). **Evolución Biológica**. v. 5, p. 59-74, 1991.
- PENZ, Carla M. Higher level phylogeny for the passion-vine butterflies (Lepidoptera: Heliconiinae) based on early stage and adult morphology. **The Linnean Society of London**, v. 344, p. 127-277, 1999.
- PETIT, Sandrine et al. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches. **Oikos**. v. 92, p. 491–500, 2001.
- PINTO-COELHO, Ricardo M. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, p. 252, 2002.
- PORTER, Klauss, Basking behaviour in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. **Oiko**. v. 38, p. 308–31, 1982.
- RAMOS, Renato R. **Seleção da planta hospedeira por *Heliconius erato* Phyllis (Fabricius, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiini), no SE do Brasil: Uso, preferência e desempenho larval**. 2003. P. 97. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 2003.
- RAUSHER, Martin D., The effect of native vegetation on the susceptibility of *Aristolochia reticulata* (Aristolochiaceae) to herbivore attack. **Ecology**. v. 62, p- 1118-1195, 1981.
- RODRIGUES, Diego & MOREIRA, Gilson R. P. Feeding preference of *Heliconius erato* (Lep.: Nymphalidae) in relation to leaf age and consequences for larval performance. **Journal of the Lepidopterists' Society**. v. 53, p.108-113, 1999.
- ROMANOWSKY, Helena P.; GUS, Robert; ARAÚJO, Aldo M. Studies on the genetics and ecology of *Heliconius erato* (Lepid.; Nymph.). III. Population size, preadult mortality, adult resources and polymorphism in natural populations. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 45, n. 4, p. 563-569, 1985.
- RODRIGUES, Carlos M.; METZGER, Paul J.; MARTENSEN, Carla A.; PONZONI, Jorge F.; HIROTA, Mathias M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biol. Conserv.** v. 146, p. 1141-1153, 2009.
- RUSZCZYC, Alexandre; ARAÚJO, Aldo M. Gradients in butterfly species diversity in an urban area in Brazil. **Journal of Lepidopterist's Society**. v. 46, n. 4, p. 255-264, 1992.

- SALAMI, Mojtaba; RASSI, Yavar; OSHAGHI, Mohamadali; CHATRABGOUN, Omid; LIMONEE, Mojtaba; RAFIZADEH, Sayena. Temperature requirements for the growth of immature stages of blowflies species, *Crysomya albiceps* and *Calliphora vicina*, (Dipretra: Calliphoridae) under laboratory conditions. **Egyptian Journal of Forensic Sciences**. v. 8, n. 28, p. 1-6, 2018.
- SANTOS, Jessie P.; ISERHARD, Cristiano A.; TEIXEIRA, Melissa O.; ROMANOWSKI, Helena P. Fruit-feeding butterflies guide of subtropical Atlantic Forest and Araucaria Moist Forest in State of Rio Grande do Sul, Brazil. **Biota Neotropica**. Porto Alegre, v. 11, n. 3, p. 253-274, abr. 2011.
- SCRIBER, John M. **Evolution of feeding specialization, physiological efficiency, and host races in selected Papilionidae and Saturniidae**. Pages 373-412 in _____. DENNO Rutt. F; . McCCLURE, Martin. S (eds). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. Academic Press, New York, 1983
- SCHWEIGER, Otto; MAELFAIT, John P.; VAN WINGERDEN, Walter; HENDRICKX, Frederick; BILLETER, Rudi; SPEELMANS, Mark; AUGENSTEIN, Ian; AUKEMA, Beth; AVIRON, Susan, BAILEY, Donna, BUKACEK, Ruth; BUREL, Fabio; DIEKÖTTER, Tiago; DIRKSEN, Jeff; FRENZEL, Maria; HERZO, Fernanda G.; LIIRA, John; ROUBALOVA, Mathias; BUGTER, Rob. lackwell Publishing, Ltd. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. **Journal of applied Ecology**. v. 42, p. 1129-1139, 2005.
- SHERMAN, Paul W; WATT, Weber B. The thermal ecology of some *Colias* butterfly larvae. **Journal of Comparative Physiology**. v. 83, p. 25–40, 1973.
- SIEWERT, Ricardo R.; ISERHARD, Cristiano A.; ROMANOWSKI, Helena P. ; CALLAGHAN, Curtis J.; MOSER, Alfred. Distribution patterns of riordinid butterflies (Lepidoptera: Riordinidae) from southern Brazil. **Zoological Studies**. Porto Alegre, v. 53, n. 15, p. 1-10, 2014.
- SILVA, Ana K; GOLÇALVES, Gislene L; MOREIRA, Gilson R.P. Larval feeding choices in heliconians: induced preferences are not constrained by performance and host plant phylogeny. **Animal Behavior**. v. 89, p. 155-162, 2014.

- SINGER, Mark C. Quantification of host preference by manipulation of oviposition behavior in the butterfly, *Euphydryas editha*. **Oecologia**. v. 52, p. 224-229, 1982
- SMILEY, John T. *Heliconius* caterpillar mortality during establishment on plants with and without attending ants. **Ecology**. v. 66, n. 3, p. 845-849, 1985.
- SMILEY, John T. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. **Ecology**. v.67, p. 516-521, 1986.
- SOUTHWOOD, Rene E.;WAY, Mark J. Ecological background to pest management. _____In: RABB, Rick C.; GUTHRIE, Fred E. (Eds.), Concepts of Pest Management. **North Carolina State University**, Raleigh, p. 6–29, 1970.
- STANTON, Maureen L. Short-term learning and the searching accuracy of egg-laying butterflies. **Animal Behaviour**. v. 32, p. 33-40, 1984.
- SWIHART, Christine A. Colour discrimination by the butterfly *Heliconius charitonius* Linn. **Animal Behaviour**. v. 19, p. 156-164, 1971.
- TESTON, José A.; CORSEUIL, Elio. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte I. Danainae e Ithomiinae. **Biociências**, Porto Alegre, v. 9, n. 1, p. 51-61, 2001.
- TESTON, José A.; TOLEDO, Karina G.; CORSEUIL, Elio. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte III. Heliconinae e Libytheinae. **Biociências**, Porto Alegre, v. 14, n. 2, p. 208-213, dez. 2006.
- TESTON, José A.; CORSEUIL, Elio. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte IV. Apaturinae e Chiraxinae. **Biociências**, Porto Alegre, v. 16, n. 1, p. 28-32, jun. 2008 a.
- TESTON, José A.; CORSEUIL, Elio. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte V. Biblidinae e Limenitidinae. **Biociências**, Porto Alegre, v. 16, n. 1, p. 33-41, jun. 2008 b.
- TESTON, José, A.; CORSEUIL, Elio. Ninfalídeos (Lepidoptera, Nymphalidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. Parte VI. Nymphalinae e Satyrinae. **Biociências**, Porto Alegre, v. 16, n. 1, p. 42-51, jun. 2008 c.

THIELE, Sabrina C.; RODRIGUES, Daniela; MOREIRA, Gilson R.P. Oviposition in *Heliconius erato* (Lepidoptera, Nymphalidae): how Essential Is Drumming Behavior for Host-Plant Selection? **J. insect Behav.** v. 29, p. 283-300, 2016.

THOMAS, Chris D. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. **Proc. R. Soc. Lond. B.** v. 267, p. 139-145, 2000.

THOMAS, Carla; PARKINSON, Lark; GRIFFITHS, Gudith J.K.; FERNANDEZ GARCIA, Alda; MARSHALL, ERICK J.P. Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. **Journal of Applied Ecology.** v. 38, p. 100–116, 2001.

TOWNSED, Colin R.; BEGON, Michel; HARPER, John L. **Fundamentos em Ecologia.** São Paulo: Artmed. 3ª ed., p. 576, 2010.

TURCHIN, Peter. **Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animal and plants.** Sunderland: Sinauer. 1ª ed, p. 450, 1998.

TURNER, John R.G. Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of NeoDarwinism. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** v. 12, p. 99-121, 1981.

ULMER, Todd; MacDOUGAL, James M. **Passiflora: Passionflowers of the world.** Cambridge: Timber Press, p. 430, 2004.

VIANA, Tania M. B.; COSTA, Ervandil C. Lepidóteros Associados a duas comunidades florestais em Itaara, RS. **Ciência Florestal.** v. 11, n. 1, p. 67-80, 2001.

ZALUCKI, Mark P.; CLARKE, Alfred R.; MALCOLM, Susan B. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera. **Annu Rev Entomol.** v. 47, p. 361–393, 2002.

WEBB, Mark R; PULLIN, Andrew S. Egg distribution in the large copper butterfly *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae): host plant versus habitat mediated effects. **Eur. J. Entomol.** v. 97, p 363-367, 2000.

WEINS, John A. The science and practice of landscape ecology. In:_____ KLOPATEK, Jake M.; GARDNER, Robin H. (eds). **Landscape ecology analysis: issues and applications.** New York: Springer-Verlang, p. 371-383, 1999.

WEINS, John A.; STENSETH, Niel C.; VAN HORNE, Brian; IMS, Rick A.
Ecological mechanisms and landscape ecology. **Oikos**. v. 66, p. 369-380, 1993.

WILLIAMS, Roger W. Observations on Habitats of Culicoides Larvae in Trinidad,
Diptera: Ceratopogonidae). **Annals of the Entomological Society of America**. n. 57, p.
462-465, 1964.

WILLIAMS, Keith S.; GILBERT, Lawrence E. Insects as selective agents on plant
vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. **Science**. v. 212,
p. 467-479, 1973.

van NIEUKERKEN, Eric J. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. p. 212–221. *In*: Zhang,
Z.-Q. (ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of
taxonomic richness. **Zootaxa** v. 3148, n. 237, 2011.